

REVISÃO SISTEMÁTICA DOS †ENCHODONTIDAE (EUTELEOSTEI: AULOPIIFORMES) DO BRASIL

PABLO MENEZES COELHO



MUSEU NACIONAL

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

2004

REVISÃO SISTEMÁTICA DOS †ENCHODONTIDAE
(EUTELEOSTEI: AULOPIFORMES) DO BRASIL

Pablo Menezes Coelho

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ZOOLOGIA DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO COMO
PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS À OBTENÇÃO DO GRAU DE
MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ZOOLOGIA

ORIENTADOR: Dr. SERGIO ALEX KUGLAND DE AZEVEDO

CO-ORIENTADORA: Dra. VALÉRIA GALLO DA SILVA

BANCA EXAMINADORA:

RIO DE JANEIRO - RJ - BRASIL

2004

FICHA CATALOGRÁFICA

COELHO, PABLO MENEZES

Revisão sistemática dos †Enchodontidae (Euteleostei: Aulopiformes) do Brasil.

Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, Pós-graduação em Zoologia, 2004.

v, 83.

Dissertação: Mestre em Zoologia

Palavras-chave:

1. Enchodontidae; 2. Aulopiformes; 3. Cretáceo; 4. Sistemática

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro - Museu Nacional - Pós-graduação em Zoologia

II. Dissertações

Capa: *Enchodus* da Formação Coqueiro Seco

AGRADECIMENTOS

À Dra. Valéria Gallo da Silva, pela maravilhosa orientação e sincera amizade.

Ao Dr. Sergio Alex K. de Azevedo, pela orientação e apoio.

A Cimentos de Portugal (CIMPOR/Brasil), Cia. de Cimento Atol, pelo auxílio na coleta de material e pela infra-estrutura no trabalho de campo na Pedreira Atol, Município de São Miguel dos Campos (AL).

Às Instituições de fomento CNPq, CAPES e FAPERJ, pelas bolsas e auxílios imprescindíveis a este projeto.

À PETROBRÁS, Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), Fundação Paleontológica Phoenix, pela doação ou empréstimo do material.

Ao Setor de Paleovertebrados do Museu Nacional do Rio de Janeiro e ao Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), por gentilmente permitirem acesso ao material para fotografia e estudo.

Ao Dr. Christopher Fielitz do Emory & Henry College, EUA, pelas valiosíssimas contribuições ao estudo dos Enchodontidae.

Ao Prof. Francisco J. de Figueiredo da UERJ, pela amizade, apoio e pelas inúmeras e valiosas dicas.

Ao Dr. Paulo M. Brito da UERJ, pela ótima amizade e pelo apoio.

Aos estagiários do Laboratório de Ictiologia (IBRAG-UERJ), em especial Anita Fernandes, Hilda Maria Andrade da Silva e Renato Massa pelos desenhos e pela ajuda na hora mais que necessária.

À minha namorada Sheila Coelho pela amizade e amor.

A todos os meus amigos que sempre me deixaram muito feliz e querido.

À minha muito querida família, pelo amor sem limite, apoio incondicional e compreensão.

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1: Bacias sedimentares brasileiras com ocorrência de †Enchodontidae | 68 |
| Figura 2: Aparato hiobranquial de <i>Rhabichthys</i> cf. <i>ferox</i> (Pz.DBAV.UERJ 448) | 69 |
| Figura 3: Teto craniano de <i>Enchodus</i> cf. <i>venator</i> | 70 |
| Figura 4: Dente de <i>Enchodus lybicus</i> Arambourg, 1954 (TAI-01-82) | 71 |
| Figura 5: Dente de <i>Enchodus oliveirai</i> Maury, 1930 (material não catalogado) | 71 |
| Figura 6: Exemplar quase completo de <i>Enchodus longipectoralis</i> (Schaeffer, 1947), preservado em parte e contra-parte (DGM 501-P) | 72 |
| Figura 7: Detalhe do crânio de <i>Enchodus longipectoralis</i> (Schaeffer, 1947) (DGM 501-P) | 73 |
| Figura 8: <i>Suspensorium</i> e série opercular de <i>Trachinocephalus myops</i> (Forster, 1801) (material não catalogado) | 74 |
| Figura 9: Afloramento da Formação Coqueiro Seco na Pedreira Atol, situada no Município de São Miguel dos Campos, estado de Alagoas | |
| 75Figura 10: Coluna estratigráfica do afloramento da Formação Coqueiro Seco na Pedreira Atol, situada no Município de São Miguel dos Campos, estado de Alagoas | 76 |
| Figura 11: Crânio e cintura peitoral de <i>Enchodus</i> sp.1 (Pz.UERJ 486-p) | 77 |
| Figura 12: Crânio, cintura peitoral e parte da coluna vertebral de <i>Enchodus</i> sp.1 (Pz.UERJ 487) | 78 |
| Figura 13: <i>Suspensorium</i> , mandíbula e série opercular parcialmente preservados em <i>Enchodus</i> sp.1 (Pz.UERJ 485-p) | 79 |
| Figura 14: Maxilas e palatino de <i>Enchodus</i> sp.1 (Pz.UERJ 485-cp), com destaque para o característico dente do palatino | 80 |
| Figura 15: Nadadeira caudal de <i>Enchodus</i> sp.1 (Pz.UERJ 487), com destaque para a fusão dos hipurais 1 + 2 e 3 + 4. | 81 |
| Figura 16: Escamas da linha lateral de <i>Enchodus</i> sp.1 (Pz.UERJ 485-p) | 82 |
| Figura 17: Teto craniano de <i>Enchodus</i> sp.2 (Pz.UERJ 492) | 83 |

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| RESUMO | 2 |
| ABSTRACT | 3 |
| INTRODUÇÃO | 4 |
| MATERIAIS E MÉTODOS | 8 |
| Bacia de Pelotas | 8 |
| Bacia de Pernambuco-Paraíba | 9 |
| Bacia de Sergipe-Alagoas | 9 |
| Dentes | 9 |
| Peixes completos | 10 |
| Material Recente | 12 |
| RESULTADOS | 14 |
| Bacia de Pelotas | 14 |
| Geologia | 14 |
| <i>Rhabichthys cf. ferox</i> | 16 |
| <i>Enchodus cf. venator</i> | 19 |
| Bacia de Pernambuco-Paraíba | 20 |
| Geologia | 20 |
| Dentes | 21 |
| Bacia de Sergipe-Alagoas | 23 |
| Geologia | 23 |
| Formação Cotinguiba | 23 |
| <i>Enchodus longipectoralis</i> (Schaeffer, 1947) | 25 |
| Formação Coqueiro Seco | 30 |
| <i>Enchodus</i> sp.1 | 32 |
| <i>Enchodus</i> sp.2 | 45 |
| DISCUSSÃO | 47 |
| Os Enchodontidae da Bacia de Pelotas | 48 |
| <i>Rhabichthys cf. ferox</i> | 48 |
| <i>Enchodus cf. venator</i> | 48 |
| Os Dentes de Enchodontidae das Bacias do Nordeste do Brasil | 50 |
| Comparação entre <i>Enchodus</i> sp.1 e outros Enchodontidae | 51 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS | 55 |
| CONCLUSÕES | 58 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS | 59 |

RESUMO

Os peixes da família †Enchodontidae Lydekker, 1889 apresentam um corpo fusiforme, maxilas robustas, dentes longos e tipicamente caniniformes e a presença de um grande dente palatino. Estas características provavelmente conferiam aos representantes deste táxon a capacidade de predação ativa, utilizando os dentes para captura de presas.

Estes peixes são tidos como estritamente marinhos, sendo encontrados em depósitos sedimentares do Cretáceo Superior localizados no norte da África, sul da Europa, oeste da Ásia, sudoeste da América do Norte, nordeste e sul do Brasil.

No sul do Brasil, esta família foi encontrada na Bacia de Pelotas, Formação Atlântida, sendo representada por *Rharbichthys* cf. *ferox* e *Enchodus* cf. *venator*.

Para o nordeste brasileiro, havia relatos prévios sobre a ocorrência nas bacias sedimentares de Pernambuco-Paraíba e Sergipe-Alagoas. Para a primeira bacia, foram descritos os seguintes táxons: *Enchodus libycus* (Quaas, 1902), *E. oliveirai* Maury, 1930 e *E. subaequilateralis* Cope, 1886; para a segunda, os seguintes: *E. longipectoralis* (Schaeffer, 1947) e *Enchodus libycus* (Quaas, 1902).

Na presente dissertação, todo o material atribuído à Enchodontidae foi revisto, tendo sido acrescentadas novas informações. Além disso, estão sendo apresentadas duas novas espécies desta família para a Bacia de Sergipe-Alagoas. Estas foram comparadas com espécies mais completas de outras localidades, onde foram verificadas semelhanças, podendo-se afirmar pertencer ao gênero *Enchodus*, mas observando-se algumas diferenças, suficientes para separar-lhes em outras duas espécies.

ABSTRACT

The members of the family †Enchodontidae Lydekker, 1889 show a fusiform body, strong jaws, elongate and typically caniniform teeth, and large palatine tooth. These features probably give them an active predation capacity, using those teeth to catch their preys.

Enchodontid fishes are considered as inhabiting marine strict paleoenvironment, being commonly found in sedimentary deposits of the Upper Cretaceous from north Africa, south Europe, western Asia, southwestern North America, northeastern and south Brazil.

In south Brazil, this family was recorded in the Atlântida Formation, Turonian of the Pelotas Basin, being recognized *Rhabichthys* cf. *ferox* and *Enchodus* cf. *venator*.

Regarding Brazilian northeastern, previous records were pointed out to the Pernambuco-Paraíba and Sergipe-Alagoas basins. In the first basin, three taxa were described, as follow: *E. subaequilateralis* Cope, 1886, *Enchodus libycus* (Quaas, 1902), and *E. oliveirai* Maury, 1930. In the second one, *E. longipectoralis* (Schaeffer, 1947) and *Enchodus libycus* (Quaas, 1902) were described.

In the present dissertation, all material previously ascribed to the Enchodontidae was reviewed and new data were added. In addition, two new species of this family were identified in the Early Cretaceous of the Sergipe-Alagoas Basin. These forms were compared with several other enchodontid species, represented by more complete specimens from several localities. Several similarities were verified among them, suggesting that the species from the Sergipe-Alagoas Basin can be assigned to the genus *Enchodus*. On the other hand, these new species have some differences that allow to separate from all known enchodontids.

INTRODUÇÃO

Os peixes da família †Enchodontidae Lydekker, 1889 apresentam um corpo fusiforme, maxilas robustas, dentes longos e tipicamente caniniformes e um grande dente palatino. Estas características provavelmente conferiam aos representantes deste táxon a capacidade de predação ativa, utilizando os dentes para captura de presas.

Quanto ao habitat, estes peixes são tidos como estritamente marinhos, sendo encontrados em depósitos sedimentares do Cretáceo Superior localizados no norte da África, sul da Europa, oeste da Ásia, sudoeste da América do Norte, nordeste e sul do Brasil (Rebouças & Silva Santos, 1956; Chalifa, 1989; 1996; Figueiredo *et alii*, 2001).

Segundo Goody (1969), os Enchodontidae são diagnosticados, dentre outras características, por possuírem: cabeça alta principalmente na porção posterior; fossa pós-temporal exposta; mandíbula longa e alta; opérculo convexo posteriormente e mais alto do que largo; pré-opérculo sem espinho ventral proeminente; nadadeiras peitorais extremamente baixas no corpo e maiores que as pélvicas; nadadeiras pélvicas em posição abdominal; escamas da linha lateral não imbricadas; presença de escudos dorsais.

Embora a família Enchodontidae tenha sido criada por Lydekker (1889), outros autores atribuem erroneamente a sua criação a Woodward (1901). Este último posicionou o táxon dentro de Isospondyli, dividindo-o em dois principais grupos, com base na presença ou ausência de um único dente palatino terminal. O primeiro grupo compreendia os gêneros †*Enchodus* Agassiz, 1834, †*Paleolycus* von der Marck, 1863, †*Eurypholis* Pictet, 1850 e †*Saurorhamphus*

Heckel, 1850, possuindo o dente palatino terminal. No segundo grupo, o qual não apresentava o referido dente, foram incluídos os gêneros †*Halec* Agassiz, 1834, †*Cimolichthys* Leidy, 1857, †*Prionolepis* Egerton, 1850, †*Leptecodon* Williston, 1899 e †*Pantopholis* Woodward, 1901. Os gêneros *Apateodus* Woodward, 1901, *Volcichthys* d'Erasmus, 1946 e *Rharbichthys* Arambourg, 1954 foram também atribuídos aos Enchodontidae, embora não incluídos nos grupos de Woodward (1901).

Posteriormente, Goody (1969) criou a família Eurypholidae, retirando os gêneros *Eurypholis* e *Saurorhamphus* do primeiro grupo de Enchodontidae (*sensu* Woodward, 1901). Segundo o autor, essas duas famílias são claramente diferenciadas quanto à estrutura do neurocrânio e particularmente do teto craniano. Em Enchodontidae, o teto se inclina ventralmente na região póstero-lateral, devido à ausência de cobertura na fossa pós-temporal e na *dilatator* fossa.

Chalifa (1989) considerou a existência de ambas as famílias e incluiu o gênero †*Parenchodus* Raab & Chalifa, 1987 nos Enchodontidae. Segundo a autora, existe uma grande similaridade entre as estruturas do crânio e a forma dos dentes de *Enchodus* e dos dois outros gêneros da família, *Paleolycus* e *Parenchodus*. Os membros da família Eurypholidae, *Eurypholis* e *Saurorhamphus*, diferem pouco de *Enchodus* com relação à forma do dente do palatino.

Desde o estabelecimento do gênero *Enchodus* por Agassiz (1834), várias espécies foram listadas para o Velho e Novo Mundo. Segundo Chalifa (1989), a maioria destas foi descrita com base em fragmentos de maxila e dentes isolados.

Rosen (1973) propôs a Ordem Aulopiformes, compreendendo 15 famílias recentes e 17 gêneros fósseis (entre eles *Enchodus*, *Palaeolycus*, *Eurypholis* e *Saurorhamphus*), todos dentro da Subordem Alepisauroides.

Nelson (1994), embora sem realizar análise filogenética, posicionou os Aulopiformes fósseis na subordem Enchodontoidei, constituída pelas superfamílias Enchodontoidea, Cimolichthyoidea, Halecoidea e Ichthyotringoidea.

Baldwin & Johnson (1996) efetuaram uma análise cladística dos Aulopiformes atuais. Os autores confirmaram o monofiletismo do grupo, adicionando às sinapomorfias de Rosen (1973), principalmente relacionadas às estruturas dos arcos branquiais dorsais, sinapomorfias inéditas relativas ao sistema intermuscular, anatomia interna dos tecidos moles, pigmentação da larva e morfologia da cintura pélvica. Todos estes caracteres são de difícil (senão impossível) verificação em material fóssil. Apenas Fielitz (1998; 1999) e Figueiredo *et alii* (2003) propuseram hipóteses sobre as relações filogenéticas de alguns Aulopiformes fósseis (Enchodontidae e Dercetidae, respectivamente).

Fielitz (1998) realizou uma análise filogenética preliminar das famílias Enchodontidae e Eurypholidae, classificando-as em Enchodontoidea, incluindo também o gênero *Rharbichthys* não considerado por alguns autores como membro destas famílias. De acordo com Fielitz (1998), de fato *Rharbichthys* é um táxon problemático, posicionando-se ora como um membro dos Enchodontidae e ora como um Enchodontoidea basal.

Os primeiros estudos sobre a ocorrência de Enchodontidae no Brasil iniciaram-se na década de 1950, tendo como base exemplares provenientes

das bacias sedimentares de Pernambuco-Paraíba e de Sergipe-Alagoas. Para a Bacia de Pernambuco-Paraíba, foram descritos os seguintes táxons: *Enchodus bursauxi* Arambourg, 1952, *E. elegans* Darteville & Casier, 1949, *E. libycus* (Quaas, 1902), *E. oliveirai* Maury, 1930 e *E. subaequilateralis* Cope, 1886; para a de Sergipe-Alagoas, os seguintes: *E. longipectoralis* (Schaeffer, 1947) e *E. libycus* (Rebouças & Silva Santos, 1956; Silva Santos & Salgado, 1969). Recentemente, o táxon foi registrado no Neocretáceo da Bacia de Pelotas, sendo representado por *Rharbichthys* cf. *ferox* (Figueiredo *et alii*, 2001) e fragmentos do teto craniano de *Enchodus* cf. *venator* (Coelho *et alii*, 2002). Da mesma forma, há ocorrências de Enchodontidae para o Eocretáceo da Bacia de Sergipe-Alagoas: uma delas, a ser descrita formalmente (Gallo, 2003; em preparação); outras duas estão sendo apresentadas nesta dissertação.

O objetivo desse Projeto de Dissertação é revisar os peixes Enchodontidae encontrados em bacias sedimentares do Brasil (Figura 1), além de identificar e descrever novas ocorrências, com o intuito de contribuir para o esclarecimento de sua sistemática. Adicionalmente, os dados obtidos poderão ser utilizados em futuros trabalhos de filogenia e biogeografia.

MATERIAIS E METODOS

Bacia de Pelotas

O material encontra-se preservado nos testemunhos de sondagem doados pela PETROBRÁS à Coleção Paleozoológica do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Nestes testemunhos, são encontrados exemplares completos e incompletos de peixes, catalogados na coleção sob os números Pz.DBAV.UERJ 448-p; Pz.DBAV.UERJ 448-cp; Pz.DBAV.UERJ 488-p; Pz.DBAV.UERJ 488-cp; Pz.DBAV.UERJ 489; Pz.DBAV.UERJ 490; Pz.DBAV.UERJ 491.

O material foi preparado mecanicamente, utilizando-se diferentes agulhas, visando à retirada de sedimento e melhor exposição das estruturas anatômicas, seguindo as técnicas sugeridas por Santos (1985).

Na consolidação e no reparo do material foram utilizadas colas plásticas tais como paralóide, que é um copolímero de etilmetacrilato e metacrilato, dissolvidas em acetato de etila.

Para a melhor visualização, foram utilizadas aplicações de acetato de etila, nas regiões onde havia uma boa distinção entre fóssil e sedimento. O realce da interposição destes dois elementos, devido à umidade do acetato de etila, facilitou a identificação dos limites dos ossos. Essa substância foi utilizada devido a sua alta volatilidade, permitindo que, em poucos instantes, o material volte ao estado original.

As fotografias dos espécimes foram realizadas após os exemplares terem recebido uma cobertura de sublimado de óxido de magnésio, para

redução do reflexo e destaque de acidentes anatômicos, segundo a técnica estabelecida por Feldmann (1989).

Bacia de Pernambuco-Paraíba

Os exemplares de *Enchodus libycus*, *E. oliveirai* e *E. subaequilatellaris* encontram-se depositados na coleção paleontológica do Departamento Nacional de Produção Mineral, sob os números DGM 642-P, DGM 643-P e DGM 644-P.

Outros exemplares de *E. subaequilatellaris* estão depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro/UFRJ, dentro da Coleção de Paleovertebrados, sob o número MN 4329-V (holótipo e dois parátipos).

Todas estas espécies estão representadas apenas por dentes. Estes não sofreram nenhum tipo de preparação, tampouco foi utilizada técnica para sua ilustração.

Bacia de Sergipe-Alagoas

Dentes

O material encontra-se depositado na Fundação Paleontológica Phoenix, situada no estado de Sergipe. Os exemplares de *Enchodus libycus* estão catalogados sob os números provisórios: TAI-01-82; TAI-02-12; CAL-01 679; CAL-01 742. Os exemplares identificados como *E. oliveirai* receberam as seguintes designações: CAL-01 677; CAL-01 810; CAL-01 808; CAL-01 809.

Peixes completos

***Enchodus* sp.1**

Os exemplares de *Enchodus* sp.1 encontram-se preservados de diferentes maneiras. Dois exemplares estão preservados em concreção calcária (Pz.DBAV.UERJ 486-p; Pz.DBAV.UERJ 486-cp; Pz.DBAV.UERJ 487) e o outro (Pz.DBAV.UERJ 485-p e Pz.DBAV.UERJ 485-cp) está preservado em folhelho. A preparação foi efetuada de formas distintas para cada matriz.

As concreções, inicialmente, foram banhadas em ácido fórmico a 10% durante 24 horas e, em seguida, colocadas em água, por mais um dia, para a neutralização deste ácido. O ácido é importante para a desagregação da rocha, facilitando o restante da preparação.

Este procedimento só foi interrompido quando alguma parte do fóssil aflorava. Em seguida, diminuía-se a concentração do ácido até uma parte considerável estar exposta. Para a proteção do material fóssil em relação ao ácido, uma camada de paralóide era aplicada sobre o osso, impedindo o contato direto do ácido com o fóssil, não o deteriorando.

Onde necessário, esta camada de paralóide era protegida com o auxílio de um copo, formando uma pequena estufa. Dentro desse copo, era colocado um pequeno chumaço de algodão embebido em acetato de etila. Com essa técnica, a volatilidade da paralóide diminuía, aumentando a capacidade de difusão desta cola, tornando todo osso, não apenas uma parte mais superficial, melhor protegido.

Mesmo com a utilização de todas essas precauções e técnicas, o material fóssil ficou um pouco avariado pela corrosão excessiva do ácido. Por

este motivo, a preparação com ácido foi interrompida em ambos os exemplares contidos nas concreções.

Após esta etapa, foi iniciada a preparação mecânica, na qual foram utilizados um mandril de 20.000 RPM, com diferentes tipos de brocas, além de ponteiros e agulhas de diversas espessuras, e materiais mais macios, como a madeira, ou borracha plástica.

A escolha da ponteiros se efetuou em relação ao tipo de sedimento ou à fragilidade do material, tendo sido também utilizadas ponteiros de *carbide*, que é um material mais macio e com uma certa maleabilidade. Tal material é mais indicado para a retirada de sedimento menos compacto. Com uma ponteira mais dura, indicada para sedimentos mais compactos, existe uma maior probabilidade de causar danos ao material, devido ao menor controle do torque exercido pela ponteira no sedimento.

A utilização de pontas de madeira ou borracha plástica também foi fundamental. Tal material é importante devido a sua maciez, fazendo com que apenas o sedimento fosse retirado, não o fóssil (que apresenta maior resistência).

Para o material encontrado em folhelho, apenas a preparação mecânica foi efetuada, uma vez que a utilização de ácidos orgânicos não é apropriada para este tipo de matriz rochosa. Foram utilizadas ponteiros de metal (agulhas e *carbide*) ou material como a madeira, dependendo do tipo de estrutura a ser limpa.

***Enchodus* sp.2**

O material está depositado na Coleção Paleozoológica do Departamento de Zoologia, Instituto de Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, catalogado como Pz.DBAV.UERJ 492.

O exemplar foi preparado mecanicamente, com ponteiras e agulhas, não sendo necessária a utilização de ácidos orgânicos.

Todos os exemplares acima referidos foram examinados em microscópios estereoscópicos Nikon SMZ 800 e Leica Zoom 2000.

Material Recente

Devido à dificuldade de recuperação de informações anatômicas completas quando se trabalha com material fóssil, muitas vezes torna-se imprescindível a comparação com exemplares recentes de espécies relacionadas ao grupo em estudo.

No caso de grupos extintos, ou seja, sem representantes atuais, isso se torna ainda mais complicado, pois muitas vezes não existem sequer grupos próximos o suficiente para servirem de comparação e, nesses casos, deve-se ter bastante cuidado na interpretação do material.

A condição ideal para se trabalhar com espécies fósseis é quando o grupo em questão possui espécies recentes, que podem ser utilizadas para efeitos de comparação.

Com relação aos Enchodontidae aqui estudados, foi empreendida análise comparativa com espécies de Aulopiformes recentes, tais como *Trachinocephalus myops* (Forster, 1801), *Synodus foetens* (Linnaeus, 1766) e *Synodus intermedius* (Spix, 1829). A maioria dos espécimes foi preparada a

seco, com o auxílio de um dermestário, para a obtenção de esqueletos articulados e alguns ossos desarticulados (Knudsen, 1966); outros exemplares foram diafanizados, segundo o método amplamente difundido de Dingerkus & Uhler (1977).

Abreviaturas Anatômicas:

AA, ângulo-articular; **ASF**, autoesfenótico; **CBR**, ceratobranquial; **c.ot**, canal ótico; **c.s.md**, canal sensorial mandibular; **c.s.pop**, canal sensorial pré-opercular; **c.s.sorb**, canal sensorial supra-orbital; **CHA**, cerato-hial anterior; **CHP**, cerato-hial posterior; **CL**, cleitro; **CO**, coracóide; **D**, dentário; **DSPH**, dermesfenótico; **ECPT**, ectopterigóide; **ED**, escudo dorsal; **EPO**, epioccipital; **ETL**, etmóide lateral; **FR**, frontal; **H**, hipural; **HD**, hipial dorsal; **HV**, hipial ventral; **HM**, hiomandibular; **IH**, inter-hial; **MES**, mesetmóide; **MPT**, metapterigóide; **MX**, maxilar; **NA**, nasal; **OP**, opérculo; **PA**, parietal; **PAL**, palatino; **PH**, paripural; **PMX**, pré-maxilar; **POP**, pré-opérculo; **PSF**, paresfenóide; **PTO**, pterótico; **PTM**, pós-temporal; **PU**, centro pré-ural; **Q**, quadrado; **RART**, retroarticular; **RB**, raios branquiostégios; **r.pa**, ramo parietal; **SCA**, escápula; **SCL**, supracleitro; **SMP**, simplético; **SMX**, supramaxilar; **SN**, supraneural; **SOC**, supra-occipital; **SOP**, subopérculo; **U**, centro ural; **UH**, uro-hial; **UN**, uroneural.

RESULTADOS

Bacia de Pelotas

Geologia

A Bacia de Pelotas é uma bacia marginal do tipo passiva, que se estende do sul do Brasil até a costa do Uruguai. Em território brasileiro, ela compreende uma área de aproximadamente 260.000km², até a lâmina d'água de 3.000m, com apenas 40.000km² emersos. É delimitada ao norte pelo Alto de Florianópolis, tendo as águas territoriais do Uruguai como limite sul. Na direção leste, a bacia estende-se por toda a região de águas profundas e ultraprofundas, desde a zona de transição até a crosta oceânica. Em direção oeste, a bacia estende-se até a região costeira do Rio Grande do Sul, onde afloram sedimentos arenosos terciários de cerca de 1.800m de espessura, depositados diretamente sobre o embasamento e sedimentos paleozóicos da Bacia do Paraná. A espessura sedimentar máxima da Bacia de Pelotas deve ultrapassar 10.000m, principalmente em alguns depocentros próximos à quebra do talude (Dias *et alii*, 1994; Mello *et alii*, 1996). O esforço exploratório realizado resume-se a 20 poços, sendo que 11 destes são estratigráficos perfurados na parte emersa da bacia.

Os sedimentos da Bacia de Pelotas foram divididos por Dias *et alii* (1994) em nove unidades litoestratigráficas, depositadas do Cretáceo Inferior ao Pleistoceno: formações Imbituba, Cassino, Curumim, Ariri, Porto Belo, Tramandaí, Atlântida, Cidreira e Imbé. Hessel (1982) considera a ocorrência de fósseis na referida bacia apenas a partir do Mioceno e apresenta uma coluna estratigráfica distinta daquela proposta por Dias *et alii* (1994). Lima (1989) considera as mesmas unidades litoestratigráficas reconhecidas por Hessel

(1982), a saber: formações Graxaim, Chuí, Guaíba e Itapoã, e menciona a presença relativamente abundante de bivalvíos, foraminíferos e mamíferos nestas unidades, com uma distribuição do Neomioceno ao Neopleistoceno.

Apenas na década de 1990, através de perfurações realizadas pela PETROBRÁS nesta bacia, foram identificados os primeiros fósseis cretáceos. Nos primeiros poços foi registrada a ocorrência de fragmentos de peixes e restos carbonosos em sedimentos da Formação Cassino, de idade Jiquiá (Mello *et alii*, 1996). Posteriormente, outros poços perfurados e testemunhados atingiram camadas de folhelhos da Formação Atlântida, a cerca de 4.000m de profundidade, ricos em peixes e moluscos. A bacia não apresenta a seção evaporítica e sua prospectividade ainda precisa ser mais bem avaliada. Prospectos principais são turbiditos cretáceos e terciários, carbonatos e arenitos albianos, em trapas estratigráficas e estruturais. Secundariamente, podem ser considerados prospectos aptianos/barremianos e paleozóicos nas regiões mais rasas e proximais.

A Formação Atlântida é constituída de folhelhos negros e siltitos cinzentos, depositados em um ambiente nerítico, de plataforma externa, e datada como neo-albiana a eoturoniana, com base em nanofósseis calcários e palinomorfos (Dias *et alii*, 1994). Estes autores correlacionam a referida formação com várias unidades estratigráficas albo-cenomanianas das bacias costeiras de Santos (Formação Itanhaém), Campos (Formação Macaé), Espírito Santo (Formação Regência), Camamu-Almada (Formação Algodões) e Sergipe-Alagoas (formações Riachuelo e Cotinguiba).

A paleoictiofauna da Formação Atlântida foi preliminarmente apresentada por Figueiredo *et alii* (1996, 1997a, b, 2001), Figueiredo & Gallo (1999) e Gallo

et alii (2001), apontando a ocorrência das famílias Holocentridae, Dercetidae, Cladocyclidae, Enchodontidae e Pycnodontidae. O intervalo onde os peixes são encontrados foi datado como Eoturoniano, com base em moluscos (inoceramídeos e amonitas).

Dentre os táxons identificados, as famílias Holocentridae, Dercetidae e Enchodontidae foram mais detalhadamente estudadas, permitindo a descrição de um novo gênero e espécie de Holocentridae, *Pelotius hesselae* Gallo-da-Silva & Figueiredo, 1999, o mesmo ocorrendo com os dercetídeos (Figueiredo & Gallo, no prelo), bem como os primeiros registros para a América do Sul dos Enchodontidae *Rharbichthys* cf. *ferox* (Figueiredo *et alii*, 2001) e *Enchodus* cf. *venator* (Coelho *et alii*, 2002).

Rharbichthys* cf. *ferox

SISTEMÁTICA

Sinonímia-

Ver Figueiredo *et alii* (2001).

DESCRIÇÃO

O material é constituído por mandíbulas incompletas, cerato-hiais anterior e posterior articulados, hipiais dorsal e ventral, uro-hial, ceratobranquias e raios branquiostégios. Está catalogado sob os números Pz.DBAV.UERJ 448-p e Pz.DBAV.UERJ 448-cp. Essa espécie está ilustrada no Figura 2.

Cada mandíbula é composta pelo dentário, ângulo-articular e retroarticular. A forma geral desta estrutura é similar a um triângulo retângulo.

O **dentário (D)** é bem ossificado, adquirindo a forma de um “Y” inclinado. É um osso bastante alongado e moderadamente alto por toda sua extensão, sendo sua altura, medida no terço médio do osso, aproximadamente igual a seis vezes seu comprimento. Próximo à borda oral, na face externa do osso, observa-se uma destacada superfície sulcada. A sínfise é baixa e o processo coronóide, moderado. A borda oral apresenta-se levemente convexa, próximo à região sinfisial. O dentário porta, pelo menos, 30 dentes caniniformes ao longo de toda a borda oral, dispostos em única fileira. A base dos dentes é alargada e o padrão de conexão com o dentário corresponde provavelmente ao tipo 2 (*sensu* Fink, 1981).

Uma notável heterodontia é verificada no terço anterior do dentário, onde há um conjunto de pequenos dentes caniniformes. Imediatamente atrás deste conjunto, verifica-se uma pequena seqüência de dentes maiores e mais largos. Os demais dentes apresentam dimensões similares.

A parede externa do ramo direito da mandíbula exhibe uma dilatação tubular conspícua, que se estende da região sinfisial à extremidade posterior da mandíbula. No ramo esquerdo da mandíbula, observa-se a rasa e longa fossa meckeliana.

O canal sensorial mandibular é incluído nos ossos da mandíbula, saindo aparentemente na superfície através de poros reduzidos próximo à margem ventral da mandíbula.

O **ângulo-articular (AA)** é um osso largo, de forma subtriangular e encontra-se encaixado no entalhe posterior do dentário. A faceta articular para o quadrado é profunda e está localizada na borda posterior do osso.

O **retroarticular** (RART) é um osso pequeno, em forma de gota, localizado no canto pósterio-ventral da mandíbula.

Ambos os cerato-hiais direito e esquerdo estão preservados. O **cerato-hial anterior** (CHA) é tipicamente em forma de ampulheta e possui um sulco alongado e profundo para a passagem da artéria aferente hióidea, percorrendo o osso dorsalmente em relação à sua porção mediana. O **cerato-hial posterior** (CHP) é um grande osso triangular com um reduzido entalhe em seu canto pósterio-dorsal, que aloja um nodular **inter-hial** (IH). Observa-se um espaço estreito entre os cerato-hiais anterior e posterior, interpretado como tendo sido preenchido em vida por cartilagem.

Há, pelo menos, seis raios branquiostégios (RB) preservados. São curtos, delgados, estando em sua maioria desarticulados.

Os **hipiais dorsal** (HD) e **ventral** (HV) estão presentes. O hipial dorsal é um osso nodular, duas vezes mais curto do que o ventral. Ambos ligam-se distalmente ao cerato-hial anterior.

O **uro-hial** (UH) foi preservado em vista lateral. Trata-se de um osso curto e laminar, cuja extremidade anterior é robusta e hemcilíndrica. A projeção dorsal é moderadamente alta e possui uma incisura posterior profunda. A crista lateral parece ter largura reduzida e comprimento alongado.

Enchodus cf. venator

SISTEMÁTICA

Sinonímia-

Ver Arambourg (1954).

Foram encontrados fragmentos do teto craniano de uma espécie muito semelhante à *Enchodus venator* do Neocretáceo de Marrocos (Arambourg, 1954). Similaridades morfológicas foram encontradas entre o exemplar da Bacia de Pelotas e o de Marrocos. A forma e posição do nasal; dois longos frontais ocupando quase a totalidade do teto craniano, sendo também ornamentados por estrias e tubérculos; topografia similar do dermesfenótico; trajetória similar dos canais sensoriais supra-orbital e ótico (Figura 3).

Bacia de Pernambuco-Paraíba

Geologia

A Bacia de Pernambuco-Paraíba é constituída por terrenos cretáceos e terciários, que se estendem num estreito cinturão costeiro ao longo da plataforma continental, desde o sul de Recife até o norte de João Pessoa, sendo a maior bacia setentrional da costa leste brasileira. Esta bacia teve uma evolução muito diferente em relação às outras bacias costeiras sedimentares do Nordeste do Brasil, pois foi a última bacia marginal brasileira a ser afetada pelo processo de rifteamento, o qual está relacionado à abertura do Atlântico Sul e conseqüente separação dos continentes americano e africano (Mabesoone & Alheiros, 1988). A seqüência sedimentar dessa bacia compreende as formações Beberibe, Gramame e Maria Farinha, que constituem um ciclo transgressivo-regressivo, com transgressão rápida, seguida de relativa estabilidade, e regressão um pouco mais demorada.

O registro de Enchodontidae é representado apenas por dentes isolados e se dá especialmente na Formação Gramame, que exhibe três fácies bem características: uma fácies areno-fosfática, outra arenosa e uma terceira calcária. Os dentes são provenientes da primeira fácies e foram previamente atribuídos às espécies *Enchodus subaequilateralis*, *E. libycus* e *E. oliveirai* (Rebouças & Silva Santos, 1956).

O material foi coletado em uma camada de fosfato do afloramento situado na localidade de Forno da Cal, no Município de Olinda, estado de Pernambuco. Este fosfato é datado como Maastrichtiano. O paleoambiente sugerido para esta localidade é estuarino, com águas rasas de pequena circulação, um pouco

turvas, deduzido pela inexpressiva associação de foraminíferos planctônicos (Mabesoone, 1981).

Com relação ao conteúdo fossilífero, na fácies areno-fosfática predominam: gastrópodes e bivalvíos. Ocorrem ainda: foraminíferos, ostracodes, vermes, amonóides, equinóides, dentes de peixes, répteis mosassaurídeos e coprólitos (Gallo-da-Silva, 1993).

Dentes

Os dentes de *Enchodus libycus* apresentam um perfil sigmoidal, face lingual plana e labial convexa. Na margem posterior (ou comissural), há estrias bem marcadas, que se estendem por quase todo o comprimento do dente.

A margem anterior (ou sinfisial) é cortante desde a base até a extremidade distal do dente; a margem posterior, apenas na extremidade distal.

A secção é ovóide, afilada anteriormente e arredondada na região posterior, apresentando, devido ao estriamento, uma dentação. Em geral, a secção é a mesma em todo o comprimento do dente, sendo que na extremidade superior tende a ser elíptica, afilada tanto anterior- como posteriormente (Figura 4).

Os dentes de *Enchodus oliverai* apresentam um perfil levemente sigmoidal e a superfície ornamentada com finas estrias longitudinais. Sua face labial é plana, em contraste com a lingual, convexa. Apresentam duas margem cortantes (anterior e posterior), que percorrem o dente em toda a extensão, desde a base até a extremidade distal.

A secção varia de acordo com a porção do dente. Próximo à base, seu contorno é grosseiramente triangular, com uma face (antero-externa) mais ou

menos reta; outra (antero-interna) menor que a primeira e mais convexa; e uma posterior, muito pequena (Figura 5).

Rebouças & Silva Santos (1956) consideraram *Enchodus bursauxi* Arambourg, 1952, com registro no Maastrichtiano do Marrocos e da República Democrática do Congo, como sinônimo de *E. oliveirai*.

Os dentes de *Enchodus subaequilateralis* apresentam um perfil sigmoidal com duas faces: uma externa, mais ou menos plana; e outra interna, bem convexa e estriada. As estrias estendem-se da base até, mais ou menos, a metade do dente.

A margem anterior é cortante, percorrendo toda a extensão do dente e apresentando uma direção perpendicular à base; a margem posterior, da extremidade distal até a metade do dente, é cortante e perpendicular à base.

Sua secção é variável, segundo a altura em que o corte é efetuado. Na metade superior é elíptica, mas na metade inferior pode apresentar a forma aproximada de um triângulo isósceles, com a base do triângulo denteada e côncava, ou pode adquirir a forma de um quadrilátero.

Rebouças & Silva Santos (1956) e Gallo-da-Silva (1993) observaram um espessamento do esmalte na ponta da coroa, assemelhando-se a um capuz.

Bacia de Sergipe-Alagoas

Geologia

A Bacia de Sergipe-Alagoas está localizada no Nordeste do Brasil e ocupa uma faixa costeira estreita ao longo dos estados de Sergipe e Alagoas, abrangendo áreas emersas e submersas. A característica estrutural mais importante da Bacia de Sergipe-Alagoas está relacionada ao forte tectonismo ocorrido durante o processo de rifteamento entre América do Sul e África no Cretáceo Inferior (Feijó, 1994). Sua importância está relacionada principalmente ao fato de possuir a mais completa sucessão sedimentar dentre todas as bacias da margem continental leste brasileira, compreendendo registros sedimentares do Paleozóico, da fase pré-rifte no Jurássico, da fase rifte no Eocretáceo e as sucessões mais recentes relacionadas à fase drifte.

Nesta bacia, os Enchodontidae foram anteriormente registrados e descritos na Formação Cotinguiba e apenas brevemente noticiados na Formação Coqueiro Seco. A descrição desta última ocorrência será ampliada na presente dissertação.

Formação Cotinguiba

Os depósitos da Formação Cotinguiba ocorreram em uma fase de intensa transgressão marinha, sendo representados pelos membros Aracaju e Sapucari apenas no estado de Sergipe. No primeiro, predominam argilitos e siltitos calcíferos, com intercalações de folhelhos e calcários; o segundo é essencialmente constituído por calcários. A Formação Cotinguiba apresenta rica associação fossilífera, composta por foraminíferos, moluscos, equinóides e

peixes, indicadora de um ambiente marinho aberto. O zoneamento bioestratigráfico com base em amonóides define-a no intervalo Cenomaniano-Coniaciano (Feijó, 1994).

Na Formação Cotinguiba, foram registradas as espécies *Enchodus libycus* e *E. oliveirai*, representadas apenas por dentes, e *E. longipectoralis*, representada por um peixe quase completo. Como os dentes não diferem substancialmente daqueles encontrados na Bacia de Pernambuco-Paraíba, não houve necessidade de elaborar uma descrição para os mesmos.

Enchodus longipectoralis

Schaeffer (1947) descreveu uma amostra de peixes fósseis do Brasil, com alguns táxons já conhecidos e outros inéditos. Dentre os inéditos, o autor reconheceu um novo gênero e uma nova espécie, *Lastroicthys longipectoralis*, que atribuiu provisoriamente aos Elopidae. Um pouco mais tarde, Silva Santos & Salgado (1969) revisaram este material, apresentando uma redescrição do táxon e o classificaram na família Enchodontidae, dentro do gênero *Enchodus*.

O táxon é representado por exemplar único, coletado na localidade de Lastro, no estado de Sergipe. Em todos os trabalhos citados, não houve uma preocupação com informações estratigráficas. Está preservado em parte e contra-parte, num calcário esbranquiçado e de estrutura lamelar. Boa parte do esqueleto está presente, faltando quase todo o teto craniano; a porção anterior da cabeça, principalmente relativa às maxilas; a nadadeira dorsal; a parte posterior da região caudal incluindo a nadadeira caudal.

Embora a descrição de *Enchodus longipectoralis* fornecida por Silva

Santos & Salgado (1969) seja bastante detalhada, é aqui proposta uma revisão desta espécie, uma vez que a delimitação e a interpretação de determinadas estruturas anatômicas diferem daquelas propostas por estes autores. Desta forma, apenas os dados contrastantes serão apresentados abaixo.

***Enchodus longipectoralis* (Schaeffer, 1947)**

SISTEMÁTICA

Sinonímia-

Ver Silva Santos & Salgado (1969)

Holótipo: DGM 501-P (preservado em parte e contra-parte). Peixe incompleto.

DESCRIÇÃO

Caracteres Gerais:

O comprimento da porção conservada do peixe é de 33cm (Figura 6). A órbita é grande, contornada por pequenos ossos infra-orbitais. A articulação quadrado-mandibular está localizada muito além da borda posterior da órbita.

Crânio:

O neurocrânio está pobremente preservado, permitindo a observação apenas de fragmentos do etmóide lateral, frontal e pterótico.

Formando o limite anterior da órbita, encontra-se um bem desenvolvido e plano **etmóide lateral** (ETL, Figura 7). Sua face lateral dirige-se para o palatino, bem como sua margem ventral recebe a projeção dorsal deste osso.

Apenas um pequeno fragmento situado na porção anterior da região que seria ocupada pelo teto craniano foi interpretado como **frontal** (FR, Figura 7). A

superfície do osso porta ornamentação sob a forma de cristas e tubérculos.

O **pterótico** (PTO, Figura 7) está preservado em seu aspecto lateral, aparentando ser um osso grande e robusto. Ventralmente, está articulado com uma porção da superfície articular do hiomandibular, que está bastante incompleta. Silva Santos & Salgado (1969) interpretaram o pterótico como sendo o hiomandibular, e, embora não indicado, provavelmente os autores estavam referindo-se à superfície articular do osso, já, que segundo eles “a parte inferior desse osso não está presente, mas deveria ocupar um largo espaço entre o metapterigóide e o pré-opérculo”. Entretanto, uma observação mais acurada do espécime revela a presença do braço vertical do hiomandibular, alongado, relativamente largo, situado logo acima do quadrado.

O **anel esclerótico** (SCL, Figura 7) é bem ossificado, composto por dois elementos grandes e robustos, melhor observados na parte, sendo um deles somente percebido pela sua impressão na rocha; na contra-parte, apenas um dos elementos do anel foi preservado. Previamente, o elemento preservado na parte foi interpretado como parte do endopterigóide.

Maxila superior:

Não foi verificada a presença de pré-maxilar no exemplar em questão. Na verdade, o que Silva Santos & Salgado (1969) apontaram como sendo a parte mediana-distal deste osso, com numerosos dentes pequenos, foi aqui interpretado como a porção anterior do **maxilar** (MX, Figura 7). Este osso é bastante alongado, estendendo-se até quase a porção final do dentário. Adicionalmente, os autores, embora afirmem a ausência do maxilar, ilustram

este osso sobre o quadrado (Silva Santos & Salgado, 1969, p. 385, Fig. 3), numa elevação do ângulo-articular, que parece representar um outro osso.

Na borda pósterio-dorsal do maxilar, repousa um osso pequeno e delgado, aqui sugerido como sendo o **supramaxilar** (SMX, Figura 7). Tal estrutura é bastante similar àquela encontrada em *Enchodus* sp.1.

Série hiopalatina:

O **palatino** (PAL, Figura 7) é um osso robusto e possui a forma subtriangular típica, com a porção dorsal produzindo uma alongada projeção posterior, mas o característico dente não está presente. Na porção anterodorsal, está localizada uma faceta articular para receber a região ventral do etmóide lateral, preservado no espécime. Posteriormente, o palatino encaixa-se no ectopterigóide. A face lateral do palatino possui um sulco longitudinal raso, no qual a região mais anterior do maxilar provavelmente encaixava-se.

O **ectopterigóide** (ECPT, Figura 7) é um osso longo e delgado, portando numerosos dentes de tamanho regular. O **endopterigóide** (ENPT, Figura 7), embora descrito anteriormente como sendo apenas um fragmento, pode ser observado claramente no exemplar. Trata-se de uma lâmina alongada, que repousa dorsomedialmente sobre o ectopterigóide e parece estar fusionado quase que totalmente a este osso. Ambos formam anteriormente uma plataforma rasa. O arranjo destes ossos, incluindo o palatino, é bastante similar àquele ilustrado por Fielitz (2002) para *Enchodus gladiolus*. A ocorrência de dentes no endopterigóide não pôde ser verificada, já que estes, quando presentes, localizam-se na face interna do osso, que não

está visível em *E. longipectoralis*. Por outro lado, em apenas três espécies de *Enchodus* a presença de dentes no endopterigóide foi constatada (Fielitz, 2002).

Tendo em vista que a porção anterior do quadrado está coberta pelo ângulo-articular, não é possível estabelecer se o ectopterigóide está inserido numa incisura anterior do quadrado ou articulado com esta margem.

O **metapterigóide** (MPT, Figura 7) é um osso de grandes dimensões, de forma trapezoidal, póstero-lateralmente em contato com o ectopterigóide + endopterigóide. Aparentemente, houve um deslocamento deste osso para frente, já que seu contato com o quadrado não é condizente com aquele observado nos demais Aulopiformes fósseis e atuais.

Apenas o braço vertical e parte da faceta articular do **hiomandibular** (HM, Figura 7) estão preservados. Entretanto, tendo como base o *suspensorium* de um Aulopiformes recente (*Trachinocephalus myops*, Figura 8) e considerando um amplo espaço vazio entre o metapterigóide e o braço vertical do hiomandibular, a forma completa deste osso foi inferida. Possui uma faceta articular dorsal oblíqua e alongada anteroposteriormente, contatando a borda dorsal do metapterigóide. Anteriormente, produz uma ampla lâmina que atinge quase toda a borda póstero-dorsal do metapterigóide.

O **simplético** (SMP, Figura 7) está fragmentado, mas aparenta ser um pequeno osso em forma de bastão, encaixado no entalhe do quadrado. Silva Santos & Salgado (1969) não consideraram esta estrutura com sendo o simplético, mas sim apontaram a presença deste na margem anterior do pré-opérculo. Considerando a sua localização e morfologia, este osso foi aqui interpretado como **inter-hial** (IH, Figura 7).

Mandíbula:

O **ângulo-articular** (AA, Figura 7) é um osso pequeno comparativamente ao dentário. Possui uma forma subtriangular e não exibe qualquer traço de ornamentação. Em sua porção pôstero-ventral, está localizada uma rasa faceta articular para o quadrado.

Barra hióide:

Ambos os **cerato-hiais** anteriores (direito e esquerdo) estão preservados (CHA, Figura 7), embora Silva Santos & Salgado (1969) tenham mencionado apenas a presença de 16 raios branquiostégios longos e finos. Na verdade, esta contagem incluiu raios de ambas as peças, estando preservados nove raios no esquerdo e cerca de sete no esquerdo.

Esqueleto axial:

A coluna vertebral não foi completamente preservada, estando presentes 36 vértebras (35, mencionadas por Silva Santos & Salgado, 1969). Na região pré-dorsal, os espinhos neurais são pares, retos, relativamente longos e delgados, tornando-se curvos a partir da base da nadadeira dorsal. No meio da dorsal para trás, eles passam ser únicos e vão gradativamente diminuindo de dimensões em direção caudal.

Vários ossos intermusculares epineurais e epipleurais, delgados e curtos, estão presentes ao longo da coluna vertebral, estendendo-se até a região caudal.

Cintura Peitoral

Da cintura peitoral, estão bem preservados o braço ventral do cleitro (CL, Figura 7), a escápula (SCA, Figura 7), exibindo um amplo forame, e o coracóide (CO, Figura 7), embora o contato entre estas duas últimas estruturas não seja visível, pois escudos deslocados de sua posição original cobrem parcialmente esta região. Tais escudos são menores do que os dorsais, provavelmente pertencentes à linha lateral.

Formação Coqueiro Seco

A Formação Coqueiro Seco aflora na Pedreira Atol (Figura 9), localizada no Município de São Miguel dos Campos, estado de Alagoas. Esta unidade contém o Membro Morro do Chaves (antiga Formação Morro do Chaves), de onde os espécimes aqui estudados foram obtidos. É constituída por alternâncias cíclicas de arcóseo fino a grosso, acastanhado, micáceo e folhelho síltico castanho (Feijó, 1994). O contexto deposicional desta unidade é interpretado como um paleoambiente lacustre com deposição sedimentar a partir de pequenos deltas (Falconi, 1990). A análise de ostracodes não-marinhos e palinomorfos sugere que esses depósitos foram formados no Aptiano Inferior (andares Jiquiá e Alagoas), há cerca de 116 milhões de anos antes do presente.

Com relação ao conteúdo fossilífero, há registros de invertebrados, particularmente bivalvíos e ostracodes e, ainda, peixes, que incluem semionotídeos, clupeomorfos, enchodontídeos e celacantídeos (Gallo, 2000; Maffissoni, 2000).

Com relação aos aspectos geológicos, Gallo *et alii* (2003) constataram várias informações já apresentadas na literatura, porém com alguns dados inéditos. A intercalação de coquinas e folhelhos, à primeira vista, parece monótona, porém pode-se observar uma variação tanto na cor quanto na estrutura das rochas. Na base do afloramento, há uma espessa camada de coquina branca, sotoposta a um nível pouco espesso de folhelho cinzento gradando lateralmente para um folhelho verde claro. Segue-se uma outra camada de coquina, porém de granulação mais grosseira, contendo seixos de quartzo, estando sobreposta à uma camada fina de folhelho cinzento. Acima deste pacote, há uma camada muito espessa de coquina branca intercalada com uma camada fina de coquina verde, sotoposta a uma camada de folhelho. Esta é um tanto complexa, observando-se dois níveis basais de argila (um verde-oliva e um marrom), um nível de folhelho cinza e um outro nível de argila verde-oliva. Segue-se uma espessa camada de coquina branca sobreposta por uma camada de folhelho, onde pode-se claramente perceber dois níveis: um basal verde-claro e o outro de coloração verde-oliva. Entre o topo deste último nível e a base da próxima camada espessa de coquina branca, ocorrem *mud cracks*. A seguir, há mais duas camadas de folhelho contendo concreções, sendo algumas delas fossilíferas (Figura 10).

Registros inéditos de Enchodontidae estão sendo apontados no presente trabalho para a Formação Coqueiro Seco. A relevância desta ocorrência deve-se ao fato de ser o primeiro registro da família no Eocretáceo (Aptiano) e em ambiente lacustre. Embora aceite-se tal ambiente para a referida formação, certas evidências geológicas (espessos pacotes de

coquinas) e paleontológicas (presença de peixes Enchodontidae e Elopomorpha) parecem indicar alguma influência marinha na unidade.

***Enchodus* sp.1**

DESCRIÇÃO:

Caracteres Gerais:

O novo Enchodontidae da Formação Coqueiro Seco é um peixe de médio porte, atingindo o máximo de 33,5cm de comprimento padrão (CP), verificado no exemplar Pz.UERJ 487. O corpo é fusiforme, moderadamente alto com a altura máxima de 7,5cm cabendo cerca de quatro vezes e meia no CP. A cabeça é pequena (10,6cm de comprimento), cabendo cerca de três vezes no CP do peixe. O focinho é relativamente curto (2,5cm de comprimento) com perfil quase reto. A órbita é bem grande, com diâmetro orbital estimado em 2cm, correspondendo a 1/5 do comprimento da cabeça.

Neurocrânio:

O teto craniano possui uma ligeira constrição na região orbital. Apresenta uma ornamentação sob a forma de delicadas e numerosas cristas, que seguem o centro de ossificação. Tal ornamentação é mais evidente no frontal e parietal, adquirindo um padrão ligeiramente distinto no pterótico.

A região etmoidal é aparentemente reduzida, embora haja apenas vestígios do etmóide lateral, mesetmóide e nasal, não permitindo uma correta descrição dos ossos.

O **frontal** (FR, Figura 11) é bastante alongado, representando o maior osso do teto craniano. É estreito e mantém aproximadamente a mesma largura ao longo do seu comprimento, exceto no nível do autoesfenótico, onde apresenta um sutil alargamento. A sutura interfrontal exibe um contorno reto na porção anterior do osso, passando a sinuoso posteriormente. O canal sensorial supra-orbital atravessa o em sua porção mediana, sendo reconhecido externamente pela presença de uma ampla escavação.

O **parietal** (PA, Figura 11) é um pequeno e estreito osso localizado bem posteriormente no teto craniano. Possui uma curvatura anterior o que lhe confere uma distinta forma. Ambos os parietais são separados pelo supra-occipital (condição látero-parietal).

O **autoesfenótico** (ASF, Figura 11) é um osso robusto, de forma triangular em vista lateral, com um destacado processo em forma de espinho. Contribui parcialmente na formação da porção anterior de uma moderadamente profunda faceta para a superfície articular do hiomandibular. Anterodorsalmente, o autoesfenótico exibe uma superfície reduzida e escavada, correspondendo à base da *dilatator fossa*.

O **pterótico** (PTO, Figura 11) forma a borda pósterolateral do teto craniano. É um osso de grandes dimensões e sub-retangular em vista dorsal, produzindo posteriormente um espinho, que ultrapassa o limite da crista do supra-occipital. O pterótico forma o assoalho para a fossa pós-temporal, tipicamente exposta como nos demais Enchodontidae. Apenas em Pz.UERJ 486, cuja preservação permite observar grande parte da região occipital, verifica-se a presença de uma larga fenestra oval na extremidade posterior da fossa pós-temporal. Lateralmente o pterótico exibe uma rasa *dilatator fossa* e

uma alongada faceta articular para o hiomandibular, separadas entre si por uma crista longitudinal bem marcada. Aparentemente, o canal ótico corre próximo à borda lateral do pterótico, através da crista. O osso contata o autoesfenótico anteriormente através de uma sutura visível dentro da *dilatator fossa*.

O **supra-occipital** (SOC, Figura 11) é um osso pequeno, exibindo uma forma grosseiramente losangular em vista dorsal e produz posteriormente uma curta crista na linha média do osso. Lateralmente, está em contato com os epioccipitais.

O **epioccipital** (EPO, Figura 11) apresenta pequenas dimensões e uma borda posterior arredondada. Dorsalmente, exibe uma superfície de contato para o braço dorsal do pós-temporal.

Não há vestígios de órbito-esfenóide, basesfenóide e pteroesfenóide.

O **paresfenóide** (PSF, Figura 12) está preservado apenas em parte, mas aparenta ser um osso extremamente longo e delgado por toda sua extensão, compondo a maior parte do basicrânio. Apresenta a superfície dorsal ligeiramente dilatada e convexa. No nível do autoesfenótico, o paresfenóide emite um curto processo ascendente. Não foi verificada a presença do forame para a artéria carótida interna.

O vômer, pró-ótico, intercalar, exoccipital e basioccipital não foram preservados em nenhum dos exemplares estudados.

Série opercular:

A série opercular nos Enchodontidae é composta apenas pelo pré-opérculo, opérculo e subopérculo. A ausência de interopérculo é uma sinapomorfia da família (Fielitz, 1999).

O **pré-opérculo** (POP, Figuras 11, 12 e 13) é um osso robusto, ligeiramente curvado para frente, com braço vertical longo e horizontal curto. Dorsalmente, o osso termina abaixo do processo opercular do hiomandibular; ventralmente, há uma expansão posterior, resultando em uma forma triangular para o braço horizontal. O canal sensorial pré-opercular (c.s.pop., Figura 11) atravessa o osso em sua porção anteromediana. Devido à conspícua ornamentação vermicular, principalmente em sua porção póstero-ventral, não é possível verificar a presença de túbulos relativos ao canal. Além disso, o canal parece ser exposto, isto é, não corre dentro do osso, não havendo também forames para a saída de ramos.

O **opérculo** (OP, Figuras 11, 12 e 13) é um osso de grandes dimensões, sendo quase tão alto quanto longo. A margem anterior é reta, enquanto a posterior aparenta ser convexa. Ao longo da margem anterior, surge uma marcada, porém delgada, crista vertical. A faceta para o processo opercular do hiomandibular localiza-se na metade superior do opérculo. A partir desta faceta, uma crista horizontal pouco proeminente corta a face interna do opérculo, terminando em sua margem posterior. Tal crista é detectada externamente através de uma discreta elevação no osso. Ele é totalmente ornamentado por finas e delicadas cristas seguindo o centro de ossificação.

O **subopérculo** (SOP, Figuras 11 e 13) está um pouco fragmentado, mas pode-se perceber que é um osso grande, bem mais largo do que alto, cuja

borda dorsal contata completamente a borda ventral do opérculo. O processo anterodorsal é estreito e curto, não alcançando a base do processo opercular do hiomandibular; está estreitamente encaixado entre o opérculo e o pré-opérculo. Aparentemente, o subopérculo não apresenta ornamentação.

Série circumorbital:

Aparentemente, esta série é representada no táxon aqui descrito por quatro infra-orbitais, porém apenas os dois últimos encontram-se em melhor estado de preservação em Pz.UERJ 485. Não há evidência da presença de supra-orbital, nem de antorbital.

Embora não usual em Enchodontidae (exceção feita a *Rharbichthys*), os infra-orbitais são bem desenvolvidos e representados tanto por seu componente neurodérmico, quanto pelo membranodérmico. Ambos possuem forma sub-retangular. O canal sensorial infra-orbital percorre estes ossos próximo à sua margem orbital, sendo melhor reconhecido no que está sendo aqui interpretado como o quarto infra-orbital.

Maxila superior:

O **pré-maxilar** (PMX, Figuras 11, 12 e 14) é uma estrutura triangular, de grandes dimensões, robusta e sem fenestra visível. Entretanto há uma região fragmentada neste osso, oposta ao destacado dente no dentário, próximo à sínfise, onde poderia estar situada a fenestra. O pré-maxilar porta duas fileiras de dentes distribuídos apenas em sua porção mais anterior: a fileira marginal com dentes diminutos; a fileira interna com dentes caniniformes intercalados com dentes ainda maiores.

O **maxilar** (MX, Figuras 11, 12, 13 e 14) é um osso muito longo, um pouco mais alargado em sua extremidade posterior, estendendo-se para trás e atingindo a porção posterior da mandíbula, terminando no nível da articulação quadrado-mandibular. O processo anterior é reto, mais afilado e alongado, terminado em uma cabeça simples que atinge o pré-maxilar. Toda a borda oral porta uma fileira de diminutos dentes cônicos, presentes até sua extremidade posterior. Apresenta ornamentação vermicular em sua superfície.

O **supramaxilar** (SMX, Figura 12) está representado por um único elemento, que repousa na borda póstero-dorsal do maxilar. Trata-se de um osso pequeno e delgado, apresentando uma forma de bastão, cuja porção posterior é mais alargada, tornando-se gradativamente mais afilada. A borda dorsal do supramaxilar exibe uma leve convexidade.

Mandíbula:

Trata-se de uma estrutura bem desenvolvida, robusta, alongada e relativamente alta.

Ambos os **dentários** (D, Figuras 11, 12, 13 e 14) direito e esquerdo estão preservados em todos os exemplares examinados. Trata-se de um osso longo, robusto e alto. A sínfise é relativamente alta e marcada por uma projeção anteroventral digitiforme, feição melhor observada em Pz.UERJ 485-cp. Adicionalmente, observa-se o típico dente sinfisial (grande e extremamente robusto), logo após um conjunto de pequenos dentes. O dentário exibe uma fileira marginal de dentes diminutos (viliformes) e uma fileira interna de dentes maiores e robustos (caniniformes), intercalados com dentes reduzidos. Todos os dentes são retos e ligeiramente voltados para a cavidade oral. O osso é

totalmente ornamentado cristas bem marcadas. Em sua face interna, o dentário apresenta uma longa e profunda fossa meckeliana.

O **ângulo-articular** (AA, Figuras 11, 12 e 13) é um osso largo, subtriangular, encaixando-se no entalhe posterior do dentário, em formato da letra “V”. Na borda pósterio-dorsal do osso, está localizada a faceta articular para o quadrado, profundamente escavada. Verifica-se a presença de forame único na porção pósterio-ventral do ângulo-articular, na faceta de articulação para o quadrado, para a entrada do canal sensorial mandibular. Este canal parece continuar seu trajeto na mandíbula externamente aos ossos.

O **retroarticular** (RART, Figura 12) é um reduzido osso triangular, situado no canto pósterio-ventral da mandíbula. Ele está totalmente excluído da articulação quadrado-mandibular.

Série hiopalatina:

Parte do *suspensorium* é escondida por ossos dérmicos da série circumorbital, impossibilitando uma precisa descrição de alguns ossos, principalmente do metapterigóide. Nota-se, entretanto, que o componente ventral do *suspensorium* é levemente inclinado para frente.

O **hiomandibular** (HM, Figuras 11, 12 e 13) é um osso grande e robusto, possuindo uma faceta articular dorsal oblíqua e alongada anteroposteriormente. Apresenta um processo opercular proeminente, localizado no terço superior do osso. Esta região possui uma inclinação para frente, enquanto o braço vertical é reto, longo e delgado, contatando a porção superior da margem anterior do pré-opérculo. Anteriormente, o hiomandibular é atravessado por uma crista que se origina na porção anterior da superfície

articular dorsal e estende-se praticamente por toda a extensão do braço vertical. Imediatamente atrás desta crista e dorsalmente situados, um pouco acima do processo opercular, encontram-se dois grandes forames, provavelmente para a saída do *ramus hyomandibularis* do nervo facial. O hiomandibular produz uma fina lâmina anterior, que está parcialmente coberta pelo metapterigóide.

O **metapterigóide** (MPT, Figuras 11 e 12) está mal preservado em todos os espécimes, impedindo corretas delimitação e descrição do osso. Do que é possível observar, o metapterigóide é uma grande placa óssea, de forma trapezoidal, em contato com uma parte da região anterior do hiomandibular, a borda dorsal do quadrado e a porção póstero-dorsal do ectopterigóide.

O **quadrado** (Q, Figuras 11, 12 e 13) é um osso de grandes dimensões, robusto e de forma triangular. O côndilo é ventral e longitudinalmente orientado. A região posterior da borda superior do osso apresenta um entalhe profundo para alojar o simplético, representado por um delgado bastão. A maior parte de sua região anterior é contornada pela porção posterior do ectopterigóide.

O **ectopterigóide** (ECPT, Figura 12) é um osso muito longo (ocupando metade do comprimento da cabeça), relativamente robusto e curvado. Ventralmente, porta uma fileira de numerosos dentes grandes e fortes.

O **endopterigóide** não está presente em nenhum dos exemplares estudados. Esta ausência foi aqui interpretada como uma provável fusão deste osso com o ectopterigóide, a exemplo do que ocorre com *Enchodus gladiolus* (Fielitz, 2002) e *E. lewesiensis* (Goody, 1969).

O **palatino** (PAL, Figuras 12 e 14) é um osso robusto e possui a típica forma subtriangular, cuja porção dorsal produz uma projeção anterior curta,

diferenciando-se dos demais Enchodontidae, cujo palatino apresenta uma típica forma de gancho. O característico dente (equivalente ao dermopalatino) é longo, robusto, largo na base, afilando distalmente e exibe um perfil reto. A presença de ornamentação sob a forma de delicadas estrias é verificada principalmente na base do dente. A base do dente está localizada em um ângulo aproximadamente reto com o corpo principal do osso (equivalente ao autopalatino). Em todos os exemplares, o palatino está parcialmente coberto pelo pré-maxilar, o que dificulta estabelecer suas dimensões exatas, bem como observar os contatos deste osso com os demais da série hiopalatina. Dorsomedianamente, há uma superfície articular rasa e arredondada para o mesetmóide e, provavelmente, para o vômer. Esta articulação etmoidal é dirigida para a extremidade anterior.

Goody (1976), corroborando a idéia de Arambourg (1954), distinguiu, com base na morfologia do dente palatino e sem estabelecer qualquer afinidade filogenética, dois grupos de *Enchodus*: um grupo apresentando dente com perfil reto, fortemente assimétrico em seção, com duas margens totalmente cortantes; o outro grupo possui dente com perfil sigmoidal, simétrico em seção, com apenas a margem anterior totalmente cortante. O táxon aqui descrito não se encaixa em nenhum dos dois grupos, uma vez que o dente do palatino exibe ambas as margens não-cortantes. As características do dente deste táxon são bastante similares àquelas encontradas em *E. brevis* (Chalifa, 1989), cujo dente do palatino é reto, longitudinalmente estriado, simétrico em seção e sem margens cortantes.

Barra hióide:

Um pequeno fragmento do **cerato-hial** (CH, Figura 12) parece estar presente em Pz.UERJ 487. A preservação da estrutura, no entanto, impede uma melhor caracterização, bem como determinar se representa ao anterior ou o posterior. Associados a esta estrutura, encontram-se quatro pequenos e delgados **raios branquiostégios** (RB, Figura 12).

Esqueleto axial:

As costelas são longas e curvas, com a concavidade voltada anteriormente. Aparentemente, elas mantêm as mesmas dimensões ao longo da porção abdominal da coluna vertebral. Em nenhuma delas, foi observada a presença de sulco.

Os **supraneurais** (SN, Figura 12) estão presentes, e pelo menos, quatro podem ser contados com exatidão. Esses ossos encontram-se acima da coluna vertebral e posteriormente ao crânio. São estruturas laminares, largas e espatuladas, mas diferem quanto ao tamanho, sendo o segundo e o terceiro aparentemente mais longos do que os demais.

A coluna vertebral possui 47 vértebras, excluindo da contagem os centros urais. Os centros vertebrais são levemente constrictos, mais longos do que altos, estreitamente articulados, com *pit* notocordal reduzido ou ausente. Cada centro tem formato cilíndrico, apresentando na superfície barras horizontais, sem um padrão de arranjo, intercaladas com diversos sulcos relativamente largos. Nas porções anterior e posterior das vértebras, há um espessamento resultando em uma borda bem marcada. Todos os arcos neurais e hemais são fusionados aos seus respectivos centros.

Os ossos intermusculares epineurais e epipleurais são ossos finos, alongados e retilíneos. São bem numerosos, e, embora não seja possível realizar uma contagem exata, estão presentes desde o início do esqueleto axial atingindo a região caudal.

Cintura peitoral e Nadadeira:

O **pós-temporal** (PTM, Figura 11) é um osso de grandes dimensões, apresentando a típica forma furcada, com dois braços: um dorsal, delgado e achatado, que repousa sobre o epioccipital e supraoccipital; e um braço ventral bem desenvolvido, que porta a porção cefálica da linha lateral. O perfil dorsal do pós-temporal exibe um contorno ligeiramente convexo.

O **cleitro** (CL, Figuras 11, 12) é um osso robusto, liso, bastante alongado, com extremidades anterior e posterior afiladas. Ambos os braços dorsal e ventral são aproximadamente do mesmo tamanho, sendo o ventral um pouco maior do que o dorsal. Uma marcada crista reforça grande parte da borda anterior do osso. A superfície externa do cleitro expande-se para frente, produzindo uma destacada lâmina anteromedial.

O **supracleitro** (SCL, Figura 11) é um osso espatulado, longo e delgado, que se encaixa na extremidade anterior pontiaguda do braço dorsal do cleitro. O canal da linha lateral atravessa obliquamente o supracleitro em sua metade superior.

A nadadeira peitoral é longa e baixa no flanco. Cerca de 10 raios estão preservados, em sua maioria não-segmentados, distalmente ramificados, exceto os três primeiros que não parecem ser ramificados. Estes raios são distintamente mais fortes.

Esqueleto caudal: (Figura 15)

A descrição do esqueleto caudal foi baseada na observação dos exemplares Pz.UERJ 486-p, Pz.UERJ 486-cp e Pz.UERJ 487, mas a ilustração refere-se a Pz.UERJ 487. O **centro ural 1** (U1) está associado ventralmente a uma placa constituída pelos **hipurais 1 + 2** (H1+H2). A fusão destes hipurais pode ser inferida pela presença de uma fenestra na extremidade proximal da placa. Esta placa é voltada em direção à linha mediana do corpo do peixe, feição melhor observada em Pz.UERJ 486-p. Neste ponto, ela contata uma outra placa mais larga composta pelos **hipurais 3 + 4** (H3+H4). Apenas no Pz.UERJ 487, foi claramente observada uma fenestra em sua extremidade proximal. Esta placa também está associada ao primeiro centro ural 1. O **centro ural 2** (U2) está bastante fragmentado em ambos os exemplares examinados. Os hipurais 5 e 6 são estruturas livres e alongadas, quase atingindo o centro ural 2 (não ilustrado). O **paripural** (PH) autogênico, é alongado e robusto, apresentando uma projeção anterior bem marcada. Dois **uroneurais** (UN) alongados e curvos estão presentes: o primeiro repousa sobre o **centro pré-ural 1** (PU1), atingindo a borda posterior do **centro pré-ural 2** (PU2); o segundo atinge o centro ural 1 e a borda posterior do centro pré-ural 1.

A fusão de hipurais, como a observada aqui, é denominada hipurostegia, melhor definida como a justaposição das bases de raios da nadadeira caudal em uma forte placa hipural encontrada em, por exemplo, Scombroidei e Xiphoidei, representando uma adaptação para uma forte propulsão caudal. De fato, Chalifa (1989) afirma que hipurostegia é típica de peixes de nado rápido. Pelo menos uma espécie de *Enchodus* (*E. petrosus*) apresenta tal feição,

porém esta não parece estar relacionada a uma boa performance locomotora, tampouco a espécie deveria ser um “predador rápido” (C. FIELITZ, comunicação pessoal, 2004).

Escamas:

O corpo do peixe é praticamente desprovido de escamas, com exceção de algumas do flanco e oito pequenas peças da linha lateral (escudos), preservadas apenas no exemplar Pz.UERJ 485. As escamas da linha lateral (Figura 16) estão desarticuladas e deslocadas de sua posição original, sendo encontradas sobre as costelas, próximo à nadadeira peitoral. Apresentam dimensões ligeiramente diferentes e adquirem a forma de um losango alargado. São atravessadas em sua linha mediana por uma marcada crista, que deveria alojar o canal sensorial. Esta crista termina posteriormente em um espinho, ultrapassando o corpo da escama. Anteriormente, elas apresentam uma acentuada escavação. A superfície de cada escama é marcada por numerosos e concêntricos *circulii*. Escudos dorsais não foram encontrados em nenhum dos exemplares examinados.

As demais escamas do flanco são do tipo ciclóide, grandes, delgadas e arredondadas, aparentando uma forte imbricação. Estão concentradas apenas na porção ventral do peixe, próximo à nadadeira peitoral. Cada escama exhibe vários *circulii* concêntricos, mas *radii* não foram observados.

A presença de escamas no flanco é rara em *Enchodus*. Na maioria de seus representantes, ocorre uma redução nestas estruturas, que passam a ser restritas às largas e especializadas escamas da linha lateral. Adicionalmente, escudos pré-dorsais ocorrem com frequência neste táxon, podendo também

ocorrer, mais raramente, escudos no pedúnculo caudal, como em *E. petrosus* (Goody, 1976) e *E. brevis* (Chalifa, 1989).

***Enchodus* sp.2**

O teto craniano encontra-se parcialmente preservado, em vista dorsal (Figura 17).

O **mesetmóide** (MET) é um osso triangular, de grandes dimensões, formando a parte mediana do rostro. Digações são verificadas em sua porção proximal. Posteriormente, o osso apresenta dois processos curtos, que se encaixam na extremidade anterior dos frontais. Não há evidência de uma comissura etmoidal.

Os **frontais** (FR) são de grandes proporções, muito longos, estreitos anteriormente e expandidos lateralmente na porção posterior. A maior parte do teto craniano é formada por estes ossos., além de cobrir toda a região orbital. O canal sensorial supra-orbital (c.s.sorb) corre em uma extensão tubular estreita na linha média do osso. Posteriormente, ele se divide no canal ótico e no ramo parietal. O osso é ornamentado com cristas proeminentes, a partir do centro de ossificação. Existe uma assimetria entre os dois frontais, estando o maior em contato com seu antímero medialmente, através de uma sutura sigmoidal.

O **parietal** (PA) é um osso quadrado e curto, correspondendo a 1/7 do tamanho do frontal. O osso é separado do seu antímero pelo supra-occipital (condição látero-parietal).

O **autoesfenótico** (ASF) possui uma forma de cunha com um reduzido processo em forma de espinho. Está em contato com o pterótico posteriormente e com o frontal medialmente.

O **pterótico** (PTO) possui um formato grosseiramente retangular e alongado, situado na borda dorso-lateral da região ótica. Está em contato anteriormente com o autoesfenótico e anteromedialmente com o frontal, através de uma sutura reta. O canal ótico corre através de uma extensão tubular ao longo da borda lateral do osso. O pterótico termina posteriormente em um extremidade aguda, onde se encontra a saída para os canais sensoriais.

O **supra-occipital** (SOC) é grosseiramente trapezoidal. A face posterior do osso produz uma pequena crista projetada para trás. Anteriormente, este osso separa os epioccipitais e os parietais.

O **epioccipital** (EPO) é um osso de forma subtriangular. Anterodorsalmente, ele contata toda a extensão do parietal; medialmente, encontra o supra-occipital através de uma sutura reta. A borda posterior é redonda e, em sua superfície dorsal, encontra-se a faceta para o braço dorsal do pós-temporal (não preservado).

DISCUSSÃO

Chalifa (1989) emendou a diagnose proposta por Goody (1969), apresentada na Introdução do presente trabalho, tendo acrescentado alguns caracteres e modificado ligeiramente outros. Dentre estas modificações, destacam-se: opérculo pelo menos 60% mais longo que alto; ectopterigóide portando um ou mais dentes caniniformes; pré-maxilar de grande proporção, com uma borda dentada; maxilar grande e delgado, com ou sem dentes; mandíbula 1/4 a 1/3 mais alta que longa, com ou sem dentes marginais em uma fileira adicional à normal; ossos dérmicos lisos, com cristas, tubérculos ou uma combinação de todas as três feições; números de vértebras 33-45, com 23-27 caudais; centros vertebrais mais longo que alto, comprimidos medialmente, com cristas laterais; costelas grandes e longas; nadadeira dorsal com base curta; nadadeira anal com base curta situada atrás da nadadeira dorsal; nadadeira adiposa presente; supraneurais, quando presentes, em número de dois; uma ou duas escamas terminais grandemente alargadas, em forma de gancho na base da cauda; nadadeira caudal grande e profundamente furcada.

Os estudos aqui realizados permitiram também acrescentar novos dados à diagnose de Chalifa (1989), principalmente no que se refere ao número de vértebras e ao de supraneurais. Maiores detalhes serão apresentados a seguir, principalmente no item “Comparação entre *Enchodus* sp.1 e outros Enchodontidae”.

dispostas e guarnecidas de conspícuos tubérculos principalmente na região pós-orbital. Os parietais são muitos reduzidos, sendo separados por um pequeno supra-occipital (condição látero-parietal); os epioccipitais contatam lateralmente os parietais; lateralmente à porção pós-orbital dos frontais, os pteróticos formam uma faixa estreita contornando caudalmente a borda occipital. O mesetmóide é um osso curto, um pouco estendido distalmente e fortemente ornamentado por grossas estrias e tubérculos. Os etmóides laterais limitam a órbita anteriormente e deixam um espaço entre ela e a região vômero-etmoidal. Os nasais formam duas longas e delgadas tiras à frente dos frontais. O paresfenóide é representado por uma tira delgada na parte inferior da órbita, alargando-se um pouco na sua porção caudal e inclinando-se em um ângulo muito acentuado em direção ao basioccipital.

Comparando o material da Bacia de Pelotas com dados de literatura, foi possível atribuí-lo ao gênero *Enchodus*, tendo como base principalmente o neurocrânio. Adicionalmente, este material apresenta grande semelhança morfológica com os exemplares de *Enchodus venator*, descritos por Arambourg (1954). Tais semelhanças são relativas à forma e à posição do nasal; presença de longos frontais ocupando quase a totalidade do teto craniano, sendo também ornamentados por cristas e tubérculos; topografia similar do dermesfenótico. Embora não descrita, Arambourg (1954) ilustra a trajetória dos canais sensoriais no teto craniano (canal sensorial supra-orbital e canal ótico), sendo similar à encontrada no peixe da Bacia de Pelotas.

Por outro lado, algumas diferenças significativas podem ser apontadas: o supra-occipital não separa os parietais (condição médio-parietal); forma do mesetmóide (mais alargado) e do dermesfenótico (triangular); sutura fronto-

parietal apresentando contorno digitado; borda posterior do pterótico pontiaguda. Por esta razão, o peixe da Bacia de Pelotas foi identificado como *Enchodus cf. venator*.

Os Dentes de Enchodontidae das Bacias do Nordeste do Brasil

Três espécies de Enchodontidae estão presentes nas bacias de Pernambuco-Paraíba e Sergipe-Alagoas, descritas com base apenas em dentes isolados: *Enchodus libycus*, *E. oliverai* e *E. subaequilateralis*.

Goody (1976) comparou os dentes do palatino de *Paleolycus* e *Enchodus*, ressaltando a grande similaridade desta estrutura nos dois gêneros. O autor, inclusive, questiona a validade de espécies descritas apenas baseadas em dentes isolados, mas enfatiza a utilidade deste caráter para os Enchodontidae. Além da morfologia, a histologia pode ser uma importante ferramenta na identificação de alguns táxons baseados em dentes, já que a camada de esmalte que recobrem a coroa dentária de Enchodontidae é bastante fina ou, por vezes, ausente (Gallo-da-Silva, 1993).

Rebouças & Silva Santos (1956) consideraram que alguns exemplares de *Enchodus elegans* possuem estrias numerosas e bem evidentes, enquanto em outros são reduzidas em número e muito delicadas, sendo que em alguns só são observadas com auxílio de microscópio estereoscópico. Os próprios autores consideraram os dentes de *E. elegans* muito similares aos de *E. subaequilateralis*, com alguma variação quanto à presença ou à ausência de estrias. Gallo-da-Silva (1994) considerou *E. subaequilateralis* sinônimo de *E. elegans*, verificando que não existiam diferenças marcantes nos dentes destas espécies, suficientes para separá-las.

Comparação entre *Enchodus* sp.1 e outros Enchodontidae

Um dos novos táxons da Formação Coqueiro Seco, aqui denominado provisoriamente de *Enchodus* sp.1, pertence inquestionavelmente à família Enchodontidae, tendo como base a presença de determinadas feições propostas na caracterização do grupo (e.g., Goody, 1969; Chalifa, 1989; Fielitz, 1999); tais como: 1) fossa pós-temporal exposta, 2) ausência de interopérculo, 3) mandíbula longa e alta, 4) faceta para a articulação quadrado-mandibular visível lateralmente, 5) palatino portando dente único.

Sua atribuição ao gênero *Enchodus* deve-se à presença de certas características incluídas em diagnoses prévias (e.g., Goody, 1969, 1976; Chalifa 1989): 1) corpo alongado e fusiforme, 2) centros vertebrais mais longos do que altos, 3) cabeça grande proporcionalmente ao corpo, 4) pré-maxilar de grande dimensões e dentado, 5) maxilar alongado, reto e dentado, 6) ectopterigóide portando numerosos dentes caniniformes.

O gênero *Enchodus* pode ser, de acordo com Goody (1969), reconhecido pelas seguintes características: corpo curto e alto; número total de vértebras em torno de 37; região caudal com 25 vértebras; nadadeira peitoral apenas levemente maior que a pélvica; nadadeira anal com base curta situada atrás da nadadeira dorsal; nadadeira dorsal com base curta situada no meio do dorso.

Embora atualmente sejam reconhecidas cerca de 18 espécies de *Enchodus*, o peixe da Formação Coqueiro Seco não pôde ser atribuído a nenhuma destas, devido a uma combinação única de caracteres, a saber: 1) 47 vértebras, 2) pelo menos, quatro supraneurais, 3) marcada hipurostegia (hipurais 1 + 2 e 3 + 4), 4) expansão anterior no palatino, 5) escamas no flanco,

6) pré-maxilar sem fenestra, 7) supramaxilar único e reduzido, 8) dentário com projeção anteroventral digitiforme.

Das 18 espécies acima mencionadas, representantes com esqueleto quase completo e descrito em detalhes são referentes a apenas seis destas: *E. brevis*, *E. lewesiensis*, *E. longipectoralis*, *E. marchesetti*, *E. petrosus* e *E. venator*. Embora haja similaridades entre as estruturas anatômicas destas espécies e *Enchodus* sp.1, é possível verificar algumas diferenças relativas ao crânio, coluna vertebral e complexo caudal.

As características do dente do palatino de *E. brevis* são bastante similares às aquelas encontradas em *Enchodus* sp.1, porém ambas as espécies podem ser prontamente diferenciadas quanto ao comprimento do corpo (muito curto em *E. brevis*, com 33 vértebras totais; alongado em *E. sp.1*, com 47 vértebras totais); pelo corpo praticamente nu, exceto pela presença de três escudos pré-dorsais e um alargado escudo terminal em forma de gancho no pedúnculo caudal na primeira espécie; pelo maxilar edêntulo em *E. brevis*; ectopterigóide com dente caniniforme único em *E. brevis* em contraste aos numerosos dentes verificados em *E. sp.1*; número de supraneurais (dois em *E. brevis*; pelo menos, quatro em *E. sp.1*) e uroneurais (três em *E. brevis* versus dois em *E. sp.1*) (vide Chalifa, 1989).

Enchodus lewesiensis e o novo táxon diferem, principalmente, com relação a características das maxilas superior e inferior. O maxilar em *E. lewesiensis* é delgado e edêntulo, contrastando com aquele de *E. sp.1*, que é robusto e dentado; o pré-maxilar exibe uma larga fenestra oval na primeira espécie, ausente em *E. sp.1*; mandíbula portando apenas seis dentes em *E.*

lewesiensis, versus mandíbula com numerosos dentes em *E. sp.1* (vide Goody, 1969; Cavin, 1999).

Com relação à *E. longipectoralis*, as diferenças mais marcantes são relativas ao contato ectopterigóide/quadrado (nesta espécie, o ectopterigóide está inserido numa incisura anterior do quadrado, ao contrário de *E. sp.1*, cujo ectopterigóide articula com a margem anterior do quadrado) e à presença de quatro supraneurais em *E. sp.1*, estrutura ausente em *E. longipectoralis*. Adicionalmente, as espécies exibem distinta ornamentação na série opercular e na mandíbula (cristas e tubérculos em *E. longipectoralis*; somente cristas em *E. sp.1*), além da ausência de escudos em *E. sp.1*.

Enchodus marchesettii é facilmente separado de *E. sp.1* por apresentar um menor número de vértebras (37), maxilar fino e edêntulo, pré-maxilar fenestrado e estegural (vide Goody, 1969).

Em *E. petrosus*, o ectopterigóide está inserido numa incisura anterior do quadrado, similar ao que ocorre em *E. longipectoralis* e distinto de *E. sp.1*; o maxilar é edêntulo; o hiomandibular exibe uma faceta articular reta (oblíqua em *E. sp.1*); supraneurais estão ausentes; os arcos neurais são autogênicos (fusionados em *E. sp.1*); há uma distinta hipurostegia (hipurais 1 +2 e 3-6); um estegural está presente (vide Goody, 1976).

Os espécimes de *E. venator* diferem daqueles de *E. sp.1* por apresentarem poucos dentes no ectopterigóide (pelo menos, seis) e um dente caniniforme anterior ao grande dente sinfisial; dente do palatino curvo (reto em *E. sp.1*); maxilar delgado e provavelmente edêntulo; supraneurais ausentes; escudos pré-dorsais presentes (vide Arambourg, 1954).

Considerando que a idade da Formação Coqueiro Seco é atribuída ao Aptiano e o paleoambiente é amplamente aceito como lacustre, esta seria a primeira ocorrência inequívoca deste táxon em tais condições. Entretanto, Eastman (1911) registrou a presença de Enchodontidae, atribuída com dúvidas a *Enchodus*, em camadas eocretáceas da localidade de Rio Benito, na Guiné Equatorial. Segundo Gayet (1989), a ictiofauna e a geologia indicam um paleoambiente lagunar ou estuarino, de baixa oxigenação. A idade deste jazigo é atribuída ao Aptiano-Albiano. De fato, os táxons que compõem a ictiofauna desta localidade, representados por Clupeomorpha, Ostariophysi e Euteleostei, são também encontrados na Formação Coqueiro Seco. Infelizmente, os dados relativos à ocorrência de Enchodontidae são escassos, não permitiram a realização de estudos comparativos.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os Enchodontidae são considerados peixes predadores ativos, pelágicos, de mar aberto, principalmente pela forma do corpo (fusiforme, na maioria das espécies), mandíbula altas e robustas, dentes longos e caniniformes e a presença de um grande dente no palatino (Goody, 1969, 1976; Willimon, 1973; Chalifa, 1989).

Os representantes deste táxon povoavam quase todos os mares neocretáceos, podendo ser encontrados em localidades no norte da África, sul da Europa, oeste da Ásia, sudoeste da América do Norte, nordeste e sul do Brasil. De um modo geral, esses depósitos são considerados como de mar aberto (Goody, 1976), embora, em alguns casos, sejam referentes a paleoambientes marinhos de baixa energia, rasos, restritos e parcialmente fechados. Num ambiente similar a este último, vivia, por exemplo, *Parenchodus longipterygius*, espécie descrita para o Neocretáceo de Israel (Raab & Chalifa, 1987).

Cavin (1999) sugeriu que o sítio paleontológico de Goulmima, em Marrocos, possivelmente era um berçário de *Enchodus*, devido ao grande número de juvenis encontrados, fato muito raro de se verificar em outras unidades. Este sítio é tido como de origem marinha, com base na presença de amonitas e répteis marinhos.

No Brasil, os Enchodontidae são representados por exemplares das bacias de Pelotas, Sergipe-Alagoas e Pernambuco-Paraíba.

Na Bacia de Pelotas, os Enchodontidae ocorrem especificamente na Formação Atlântida. Esta unidade é constituída de folhelhos negros e siltitos

cinzentos, depositados num ambiente nerítico, de plataforma externa. É datada como neo-albiana a eoturoniana, com base em nanofósseis calcários e palinórfos (Dias *et alii*, 1994). Este ambiente é caracterizado por Suguio (1998) como sendo de águas rasas das margens oceânicas e sedimentos acumulados no seu fundo, entre o nível de maré baixa e a borda externa da plataforma continental. Este tipo de ambiente (mar aberto), associado à forma do corpo (fusiforme) e à dentição das duas espécies de Enchodontidae presentes de nesta bacia, sugere que seus representantes eram predadores ativos.

Na Bacia de Sergipe-Alagoas, os Enchodontidae estão melhor preservados, apresentando as maxilas, o *suspensorium* e esqueleto caudal. A mandíbula é alta e forte, portando uma fileira marginal de dentes diminutos (viliformes) e uma fileira interna de dentes maiores e robustos (caniniformes), intercalados com dentes reduzidos. Adicionalmente, observa-se o típico dente sinfisial (grande e extremamente robusto), logo após um conjunto de pequenos dentes. O *suspensorium* é bem desenvolvido, o que deveria proporcionar um forte e rápido abocanhamento da presa. A hipurostegia apresentada na cauda (H1+H2; H3+H4) pode ser relacionada com uma grande explosão no deslocamento do peixe, atingindo altas velocidades em pouco tempo. Todas estas características em associação podem ser indicativas do modo de vida de um predador ativo.

O paleoambiente da Formação Coqueiro Seco na Bacia de Sergipe-Alagoas pode ser considerado como sendo um grande lago, com influência marinha, demonstrando certa similaridade com a Formação Amminadav (Israel), de idade neocenomaniana. Raab & Chalifa (1987) consideraram o

corpo curto e alto do *Parenchodus* como sendo uma adaptação a esse tipo de ambiente. A principal diferença entre os dois ambientes é a profundidade. Raab & Chalifa (1987) caracterizaram a Formação Amminadav como sendo um mar raso, enquanto a Formação Coqueiro Seco parece indicar um lago de grande profundidade, ficando raso apenas em um breve momento, no qual as concreções foram formadas.

Registros de Enchodontidae em ambientes lacustres são raros, sendo a maioria encontrada em regiões de mar aberto (Goody, 1976). Mesmo assim, o paleolago relativo à Formação Coqueiro provavelmente teve alguma influência marinha, com algumas ingressões periódicas.

CONCLUSÕES

- 1) A revisão proposta para os Enchodontidae permitiu uma nova interpretação de várias estruturas anatômicas de *Enchodus longipectoralis*, principalmente da série hiopalatina e barra hióide, com base em Aulopiformes recentes e extintos.
- 2) O reestudo das espécies de Enchodontidae da Bacia de Pelotas não revelaram informação adicional àquelas já conhecidas.
- 3) As formas da Formação Coqueiro Seco (Bacia de Sergipe-Alagoas) podem ser atribuídas, com segurança, a *Enchodus*, mas não puderam ser alocadas em nenhuma espécie conhecida do gênero.
- 4) Várias feições observadas nas espécies de *Enchodus* da Formação Coqueiro Seco modificaram as diagnoses prévias do gênero.
- 5) A presença da família Enchodontidae, reconhecidamente marinha, na referida unidade sugere uma influência marinha pontual ou, mesmo, periódica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGASSIZ, L. 1834. Abgerissene Bemerkungen über fossile Fische. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, Heft 4: 379-390.
- ARAMBOURG, C. 1952. Les vertébrés fossiles des gisements de Phosphates (Maroc - Algérie - Tunisie). *Notes et Mémoires, Direction de la Production Industrielle et des Mines, Division des Mines et de la Géologie, Service Géologique*, 92: 1-372.
- ARAMBOURG, C. 1954. Les poissons Crétacés du Jebel Tselfat (Maroc). *Notes et Memoires du Service Géologique du Maroc*, 118: 9-22.
- BALDWIN, C.C. & JOHNSON, G.D. 1996. Interrelationships of Aulopiformes. In: STIASSNY, M.L.J., PARENTI, L.R. & JOHNSON, G.D. (eds.) *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego, p. 335-404.
- CAVIN, L. 1999. Occurrence of a juvenile teleost, *Enchodus* sp. in a fish gut content from the Upper Cretaceous of Goulmima, Morocco. *Palaeontology*, 60: 57-72.
- CHALIFA, Y. 1989. New species of *Enchodus* (Pisces: Enchodontoidei) from the Lower Cenomanian of Ein-Yabrud, Israel. *Journal of Paleontology*, 63(3): 356-364.
- CHALIFA, Y. 1996. New species of *Enchodus* (Aulopiformes: Enchodontidae) from the Northern Negev, Israel, with comments on evolutionary trends in the Enchodontoidei. In: ARRATIA, G. & SCHULTZE H.-P. (eds.). *Mesozoic Fishes - Systematics and Paleoecology*, 1. Ed. Verlag, Dr. Friedrich Pfeil, München, . 349-367.

- COELHO, P.M.; GALLO, V. & FIGUEIREDO, F.J. 2002. Remarks on the enchodontid fishes from the Atlântida Formation, Pelotas Basin. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 74(2): 363-364.
- COPE, E.D. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 23(121): 1-21.
- DARTEVELLE, E. & CASIER, E. 1943. Les poissons fossiles du Bas-Congo et des régions voisines. *Annales du Musée Royal du Congo Belge (Série A: Minéralogie, Géologie, Paléontologie)*, (3) 2 (1): 1-200.
- D'ERASMO, G. 1946. L'ittiofauna cretacea dei dintorni di Comeno nel Carso Triestino. *Atti. R. Accad. Scienze Fis. Mat. Soc. Re. Napoli*, (3^a), 2(8): 1-136.
- DIAS, J.L.; SAD, A.R.E.; FONTANA, R.L. & FEIJÓ, F.J. 1994. Bacia de Pelotas. *In: Boletim de Geociências da Petrobrás*, 8: 235-245.
- DINGERKUS, G. & UHLER, L.D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52(4):229-232.
- EASTMAN, C.R. 1911. Tertiary fish-remains from Spanish Guinea in West Africa. *Annals of the Carnegie Museum*, 8: 370-378.
- EGERTON, P.M.G. 1850. *The geology and fossils of the Tertiary and Cretaceous formations of Sussex*. F. Dixon, London, 422p.
- FALCONI, C.M.O. 1990. *Sedimentação e caracterização dos arenitos-reservatório da Formação Coqueiro Seco (Cretáceo Inferior, Campo de Pilar, Bacia de Sergipe-Alagoas*. Dissertação de Mestrado, Ouro Preto, UFOP, 178p.

- FEIJÓ, F.J. 1994. Bacias de Sergipe e Alagoas. *In: Boletim de Geociências da Petrobrás*, 8: 149-161.
- FELDMANN, R.M. 1989. Photographic procedures. *In: FELDMANN, R.M., CHAPMAN, R.E. & HANNIBAL, J.T. (eds.) Paleotechniques*, Special Publication, nº 4, The Paleontological Society, Cleaveland, p. 336-341.
- FIELITZ, C. 1998. The phylogenetic relationships within the Enchodontoidea (Teleostei: Aulopiformes). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(3): 41A.
- FIELITZ, C. 1999. *Phylogenetic analysis of the family Enchodontidae and its relationships to Recent members of the order Aulopiformes*. Doctoral Thesis, Kansas, University of Kansas, 86p.
- FIELITZ, C. 2002. First record of endopterygoid teeth in the North American Late Cretaceous teleostean fish *Enchodus gladiolus* (Aulopiformes: Enchodontidae). *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 105(1-2): 27-32.
- FIGUEIREDO, F.J.; SILVA, V.G.; SILVA SANTOS, R. & AIRES, J.R. 1996. Cretaceous fishes of the Pelotas Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(3): 33A.
- FIGUEIREDO, F.J.; GALLO-DA-SILVA, V. & AIRES, J.R. 1997a. First occurrence of a holocentrid fish (Actinopterygii, Acanthomorpha) from the Upper Cretaceous of Pelotas Basin, Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 69(3): 437.
- FIGUEIREDO, F.J.; GALLO-DA-SILVA, V. & SILVA SANTOS, R. 1997b. Sobre a ocorrência de peixes da família Dercetidae no Cretáceo da Formação Atlântida, Bacia de Pelotas. *In: Encontro Brasileiro de Ictiologia*, 12, São Paulo, 1997. Resumos... São Paulo, SBI: 94.

- FIGUEIREDO, F.J. & GALLO, V. (no prelo) A new dercetid fish (Neoteleostei: Cimolichthyoidei) from the Turonian of Pelotas Basin, Southern Brazil, *Palaeontology*.
- FIGUEIREDO, F.J. & GALLO, V. 1999. First occurrence of *Rharbichthys* cf. *ferox* (Teleostei: Enchodontoidea) in the Upper Cretaceous of Pelotas Basin, Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3S): 44A.
- FIGUEIREDO, F.J.; GALLO, V. & COELHO, P.M. 2001 First occurrence of *Rharbichthys* (Teleostei: Enchodontidae) in the Upper Cretaceous of Pelotas Basin (Atlântida Formation), Southern Brazil *Boletim do Museu Nacional*, N.S., Geologia, 61: 1-8.
- FIGUEIREDO, F.J.; GALLO, V. & SILVA, H.M.A. 2003. Preliminary phylogenetic analysis of dercetid fishes. *In*: III Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2003, Rio de Janeiro. Livro de Resumos. 2003. p. 31.
- FINK, W.L. 1981. Ontogeny and phylogeny of tooth attachment modes in actinopterygian fishes. *Journal of Morphology*, 167:167-184.
- GALLO, V. 2000. First occurrence of *Lepidotes* (Actinopterygii: Semionotiformes: Semionotidae) in the Coqueiro Seco Formation, Early Aptian of the Sergipe-Alagoas Basin, Northeastern Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, 51: 1-14.
- GALLO, V. 2003. Ocorrência de peixe Aulopiformes na Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil. *In*: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 18, Brasília, 2003, *Boletim de Resumos...* Brasília, SBP, UnB, . 141-142.

- GALLO, V.; FIGUEIREDO, F.J.; MAFFIZZONI, A.F.; MASSA, R.S.; COELHO, P.M.; AZEVEDO, S.A.K. & NETO, J.V.Q. 2003. Paleontologia e Geologia da Formação Coqueiro Seco, Aptiano Inferior da Bacia de Sergipe-Alagoas, Nordeste do Brasil. *In*: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 18, Brasília, 2003. *Boletim de Resumos...* Universidade de Brasília, p. 143-144.
- GALLO-DA-SILVA, V. 1993. A “Coleção Cope” no Museu Nacional/UFRJ: Vertebrados Fósseis da Bahia, Sergipe e Pernambuco (Brasil), e sua Correlação Estratigráfica. Dissertação de Mestrado, Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 173p.
- GALLO-DA-SILVA, V. 1994. Sinonímia entre *Enchodus subaequilateralis* e *Enchodus elegans* (Pisces: Osteichthyes: Teleostei). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(1): 120-121.
- GALLO-DA-SILVA, V. & FIGUEIREDO, F.J. 1999. *Pelotius hesselae* gen. et sp. nov. (Teleostei: Holocentridae) from the Cretaceous (Turonian) of Pelotas Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(2): 263-270.
- GAYET, M. 1989. Note préliminaire sur le matériel paléoichthyologique éocétacique du Rio Benito (sud de Bata, Guinée Équatoriale). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e Série, 11(1): 21-31.
- GOODY, P.C. 1969. The relationships of certain Upper Cretaceous teleosts with special reference to the myctophoids, *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)*, Supplement 7: 1-255.
- GOODY, P.C. 1976. *Enchodus* (Teleostei: Enchodontidae) from the Upper Cretaceous Pierre Shale of Wyoming and South Dakota with an evaluation

- of the North American enchodontoid species. *Palaeontographica*, Abteilung A, 152: 91-112.
- HACKEL, J.J. 1850. Beitrage zur Kenntniss der fossilen fische Oesterreiche. *Denkschr. Akad. Wiss Wien*, 1: 201-243.
- HESSEL, M.H.R. 1982. *Curso Prático de Paleontologia Geral*, Editora da Universidade, UFRGS, Porto Alegre, 250p.
- KNUDSEN, J.W. 1966. *Biological techniques*. Harper and Row Publishers. New York, Evanston and London.
- LEIDY, J. 1857. Remarks on *Saurocephalus* and its allies. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 8: 301-302.
- LEONARDI, A. 1966. L'ittiofauna cenomaniana di Floresta-Messina. *Palaeontographia Italica*, 60(30): 33-67.
- LIMA, M.R. 1989. *Fósseis do Brasil*, T.A. Queiroz (editor), Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, 118p.
- LINNAEUS, C. 1766. *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. Systema Nat. ed. 121-532
- LYDEKKER, R. 1889. In: NICHOLSON, M.A. & LYDEKKER, R. *A Manual of Paleontology for Use of Students*. Edinburgh and London, 1, 624p.
- MABESOONE, J.M. & ALHEIROS, M.M. 1988. Origem da bacia sedimentar costeira Pernambuco-Paraíba. *Revista Brasileira de Geociências*, 18(4): 476-482.
- MAFFIZZONI, A. F. 2000. *Paleoictiofauna da Formação Coqueiro Seco, Aptiano inferior do Estado de Alagoas, Nordeste do Brasil*. Tese de

Doutorado, Porto Alegre, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 149p.

MAURY, J.C. 1930. O Cretáceo da Parahyba do Norte: Brasil. Monografia do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, 8: 1-305.

MELLO, M.R.; HESSEL, M.H.R.; MOHRIAK, W.U.; FROTA, E.S.T. & KOUTSOUKOS, E.A.M. 1996. Início da influência marinha no ambiente deposicional das bacias do sul-sudeste brasileiro no Eocretáceo, e suas implicações exploratórias. *Relatório Interno PETROBRAS/CENPES*, n. 650.17339, 82p.

MELO, R.; GALLO, V. & LAGOS, A. R. 2002. O gênero †*Enchodus* Agassiz, 1835 (Teleostei: Enchodontidae) no Cretáceo Superior da bacia sedimentar de Pernambuco-Paraíba e sua paleofauna associada. In: Congresso Brasileiro de Zoologia, 24, Itajaí, 2002. *Boletim de Resumos...* Itajaí, SBZ, UNIVALI, : . 374, Resumo nº 12324.

NELSON, J. S. 1994. *Fishes of the World*, 3rd ed. John Wiley and Sons, Inc., New York, 600p.

PICTET, F.J. 1850. *Description de quelques poissons fossiles du Mont Liban*. Genève: J-G. Fick, 59p.

QUAAS, A. 1902. Die Fauna der Overwegischichten und Blätterthone. *Palaeontographica*, 2(4): 153-336

RAAB, M. & CHALIFA, Y. 1987. A new enchodontid fish genus from the Upper Cenomanian of Jerusalem, Israel. *Palaeontology*, 30: 717-731.

REBOUÇAS, J.C. & SILVA SANTOS, R. 1956. Fauna ictiológica do fosfato de Pernambuco. *Boletim do DGM/DNPM*, 162: 1-29.

- ROSEN, D.E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. *In*: GREENWOOD, P.H., MILES, R.S. & PATTERSON, C. (eds.) *Interrelationships of Fishes. Zoological Journal of the Linnean Society*, Supplement 1, p. 397-513.
- SANTOS, O.S. 1985. Técnicas de preparação de fósseis. p. 101-127. *In*: Catálogo de fósseis-tipo e figurados das coleções paleontológicas do DNPM I-Invertebrados [e] técnicas de preparação de fósseis. Série Geologia, n. 26. Seção Paleontologia e Estratigrafia, DNPM Brasília.
- SCHAEFFER, B. 1947. Cretaceous and Tertiary Actinopterygian fishes from Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 89(1): 1-40.
- SILVA SANTOS, R. & SALGADO, M.S. 1969. *Enchodus longipectoralis* (Schaeffer), um Teleostei do Cretáceo de Sergipe. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 41(3): 381-392.
- SORBINI, L. 1976. L'ittiofauna cretacea di Cinto Euganeo (Padova-Nord Italia). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale*, 3: 479-567.
- SUGUIO, K. 1998. Dicionário de Geologia Sedimentar e áreas afins. Bertrand Brasil, Rio de Janeiro, 222p.
- VON DER MARCK, W. 1863. Fossile Fische, Krebs und Planzen aus dem Plattenkalk der Jungsten Kreide in Westphalen. *Palaeontographica*, 11: 1-83.
- WILLIMON, E.L. 1973. An enchodontid skull from the Austin Chalk (Upper Cretaceous) of Dallas, Texas. *The Southwestern Naturalist*, 18(2): 201-210.
- WILLISTON, S.W. 1899. Cretaceous fishes: selachians and pycnodonts. *University of Geology Survey of Kansas*, 2: 237-256.

WOODWARD, A. S. 1901. *Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum (Natural History). Part IV.* British Museum (Natural History), London: xxxviii + 636p.

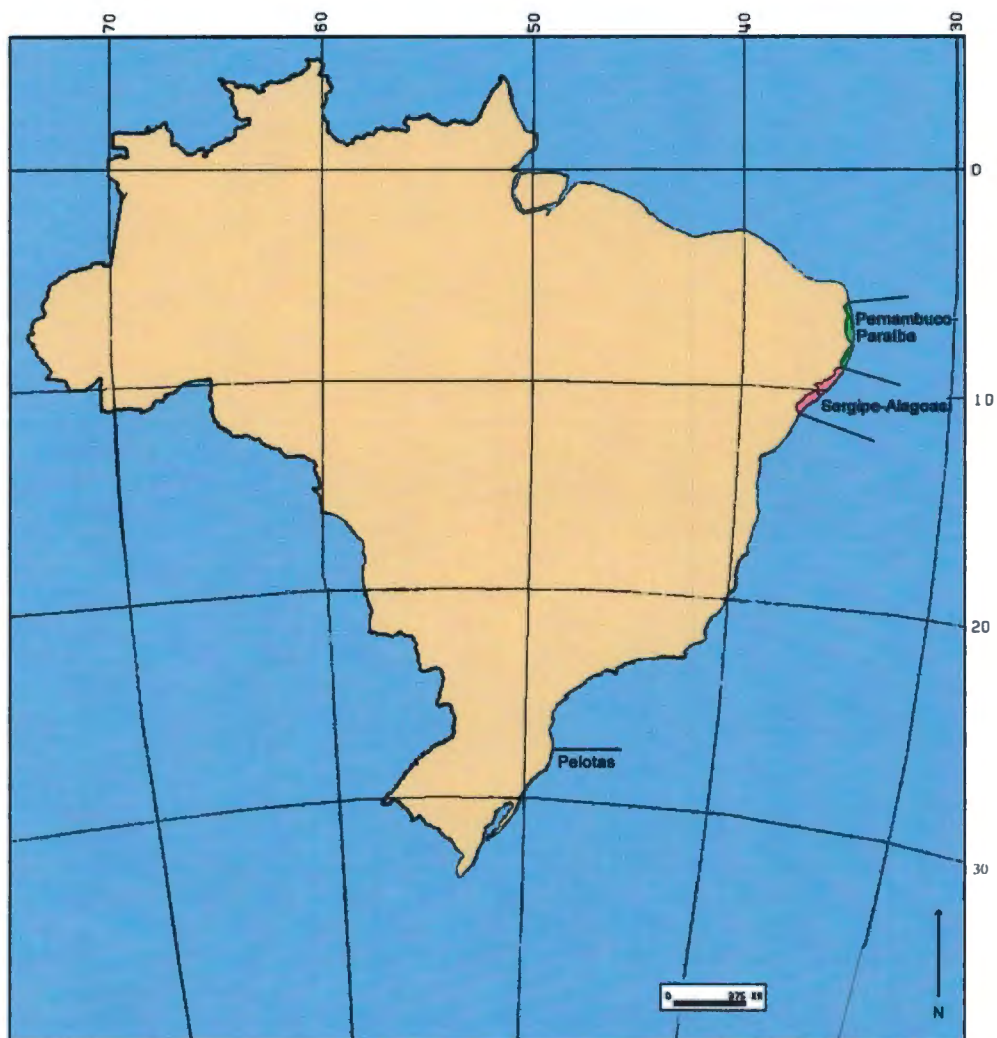


Figura 1: Bacias sedimentares brasileiras com ocorrência de †Enchodontidae (mapa modificado de Feijó, 1994).

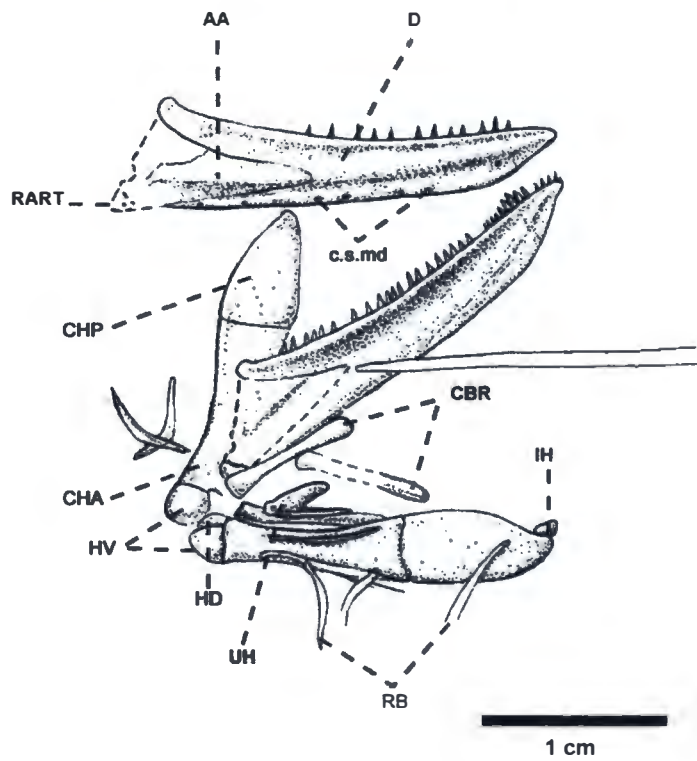
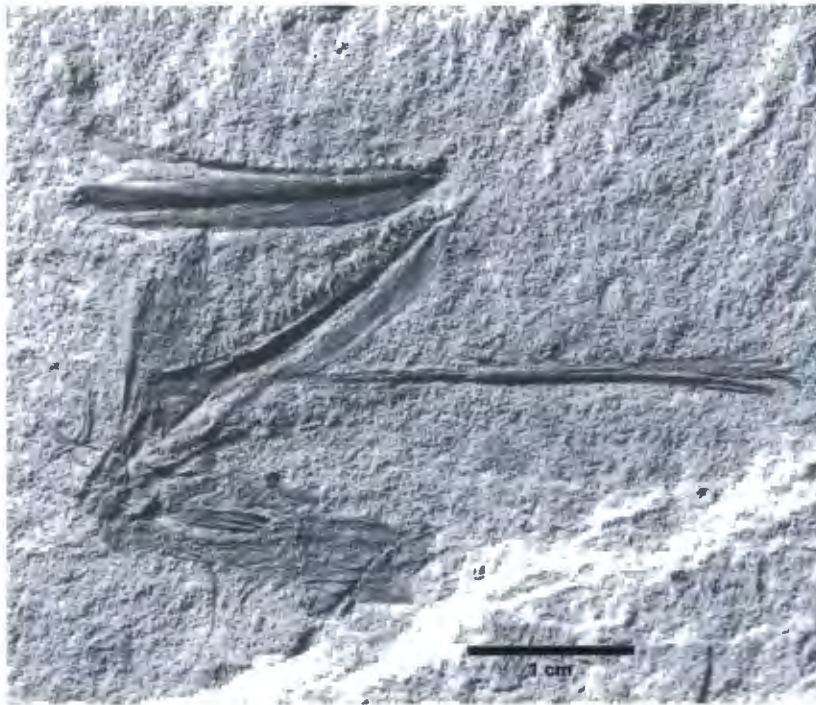
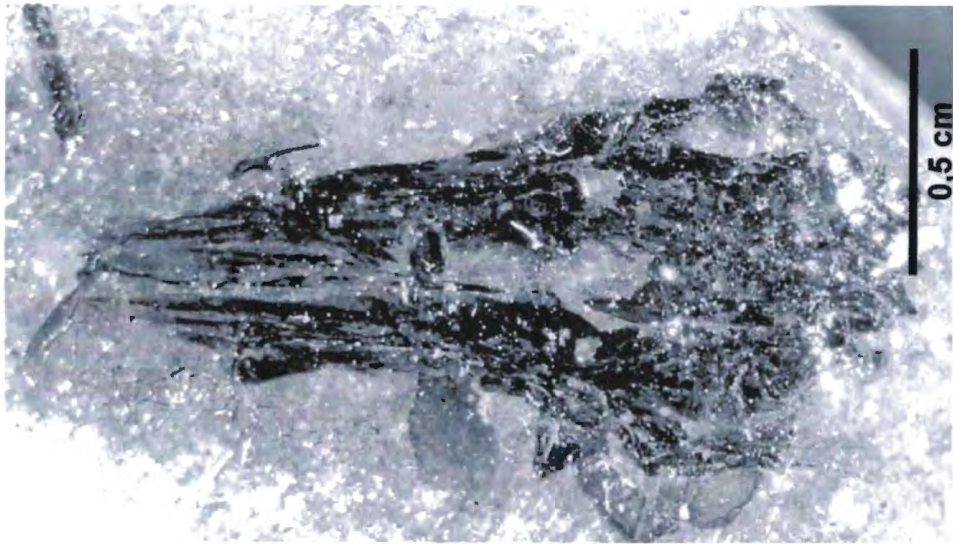
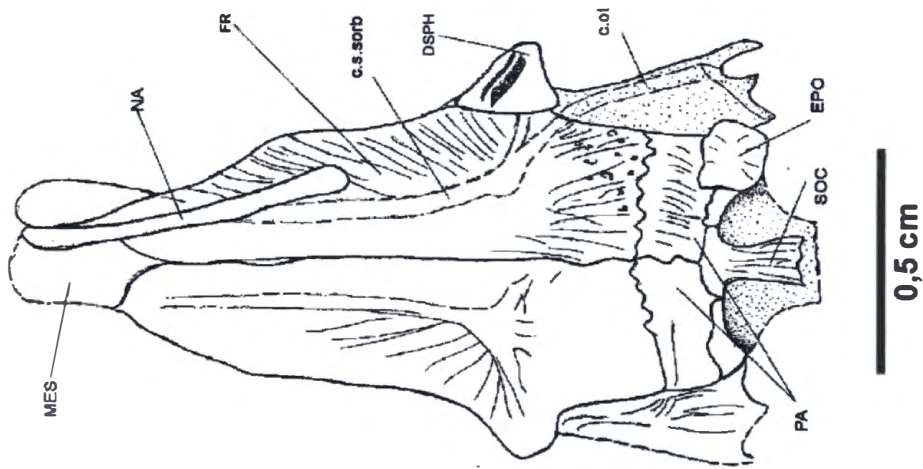


Figura 2: Aparato hiobranquial de *Rhabichthys cf ferox* (Pz.DBAV.UERJ 448).



Pz.DBAV.UERJ 488-p



Pz.DBAV.UERJ 489

Figura 3: Teto craniano de *Enchodus* cf. *venator*.

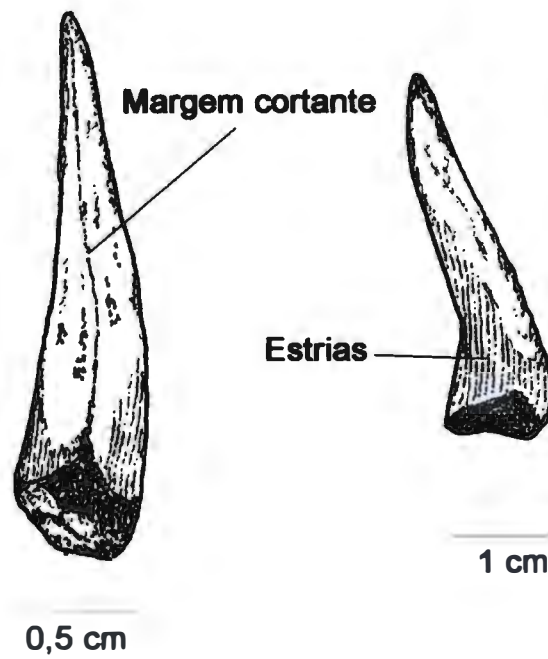
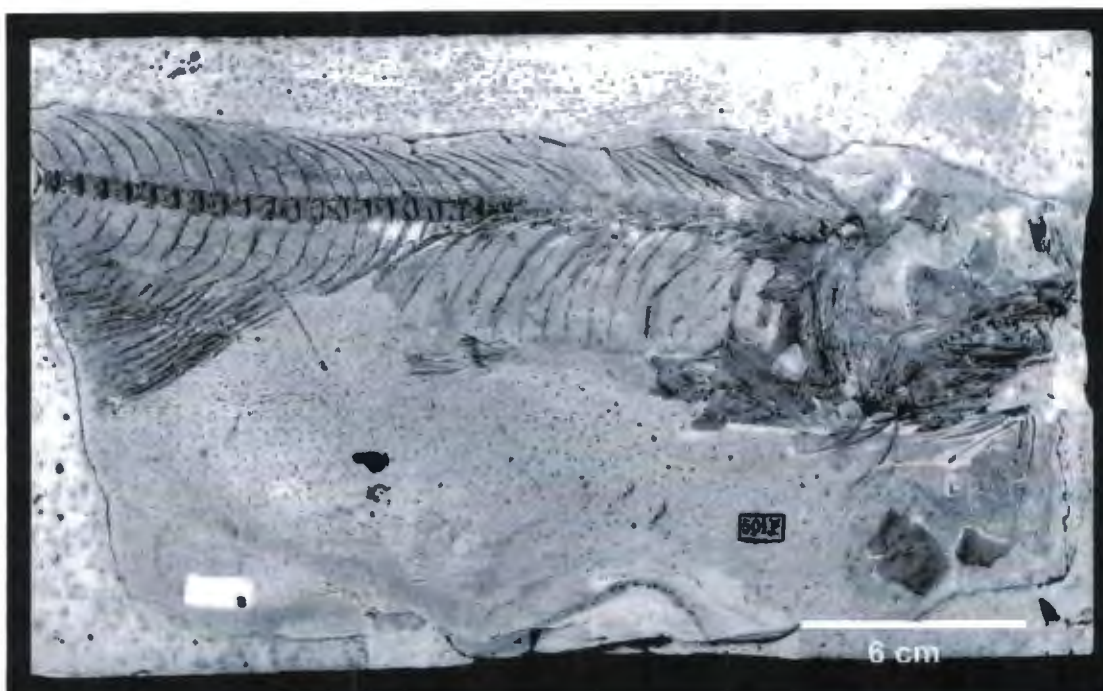


Figura 4: Dente de *Enchodus lybicus* Arambourg, 1954 (TAI-01-82).



Figura 5: Dente de *Enchodus oliveirai* Maury, 1930 (material não catalogado).



DGM 501-P (parte)



DGM 501-P (contra-parte)

Figura 6: Exemplar quase completo de *Enchodus longipectoralis* (Schaeffer, 1947), preservado em parte e contra-parte (DGM 501-P).

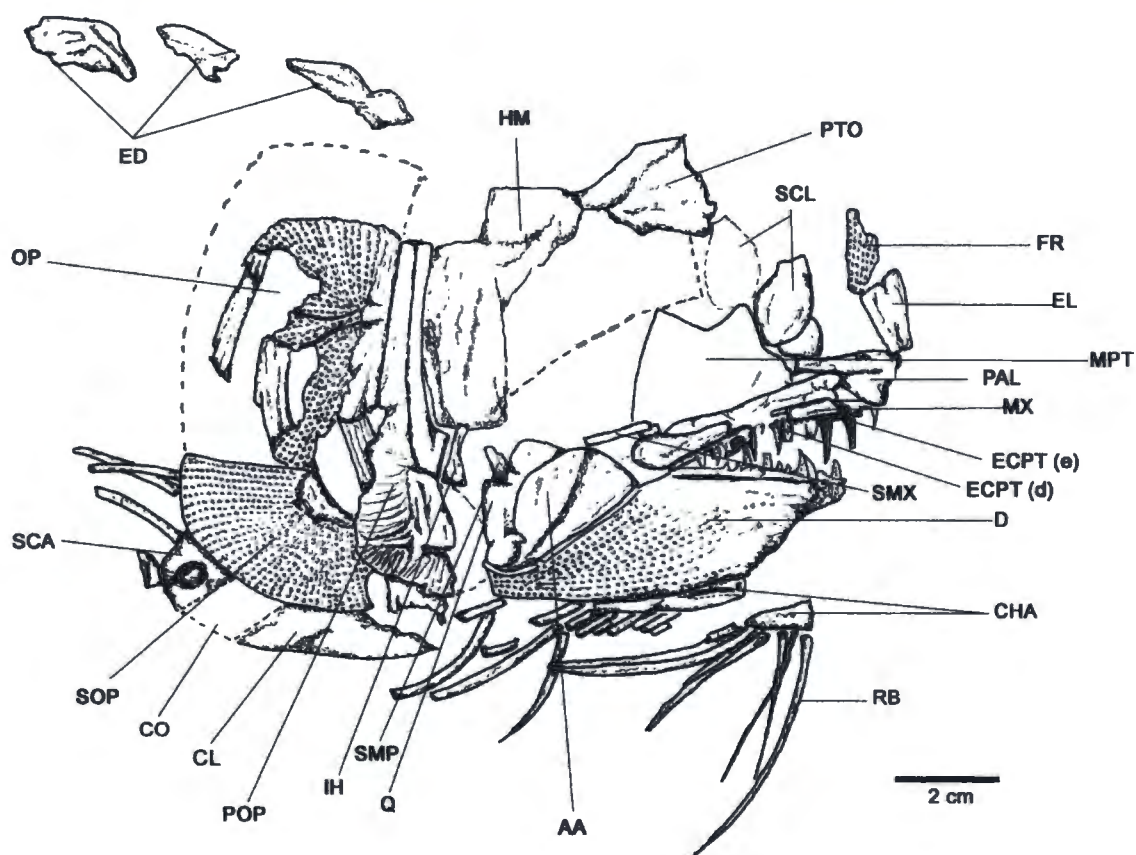
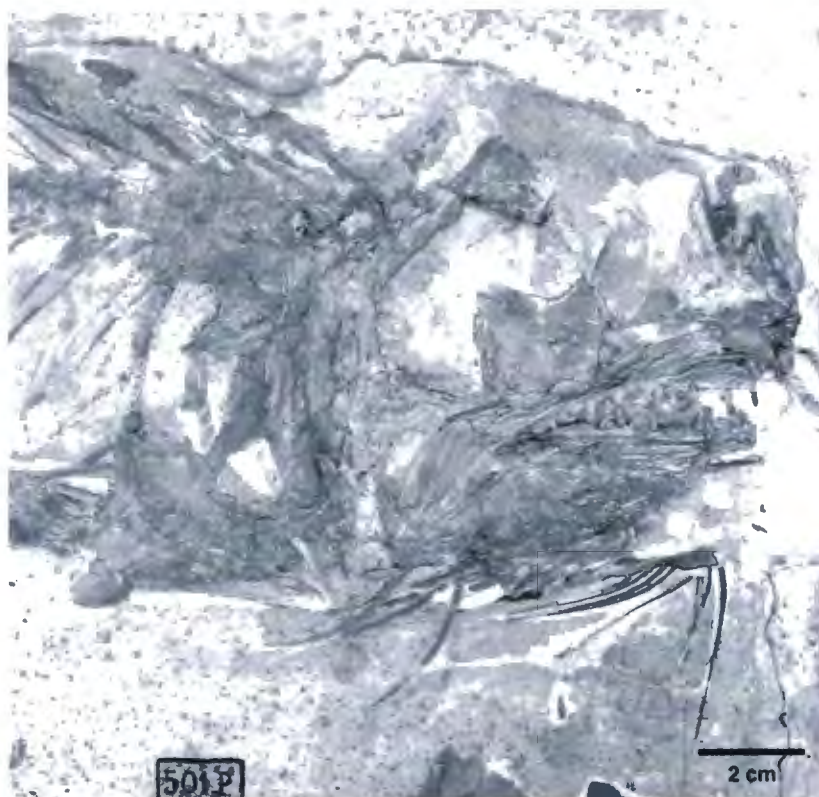


Figura 7: Detalhe do crânio de *Enchodus longipectoralis* (Schaeffer, 1947) (DGM 501-P).

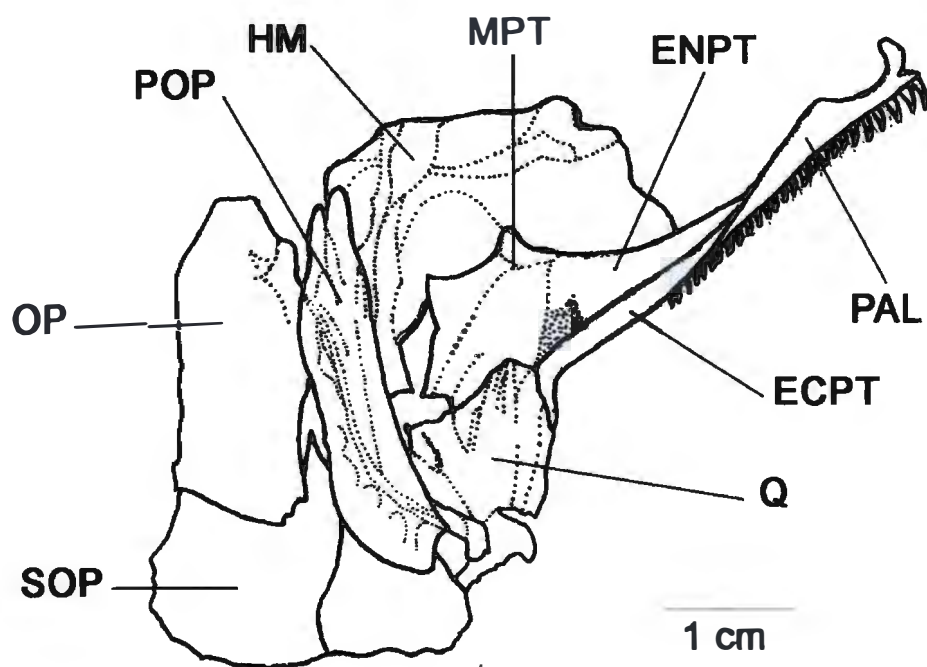


Figura 8: *Suspensorium* e série opercular de *Trachinocephalus myops* (Forster, 1801) (material não catalogado).



Figura 9: Afloramento da Formação Coqueiro Seco na Pedreira Atol, situada no Município de São Miguel dos Campos, estado de Alagoas.

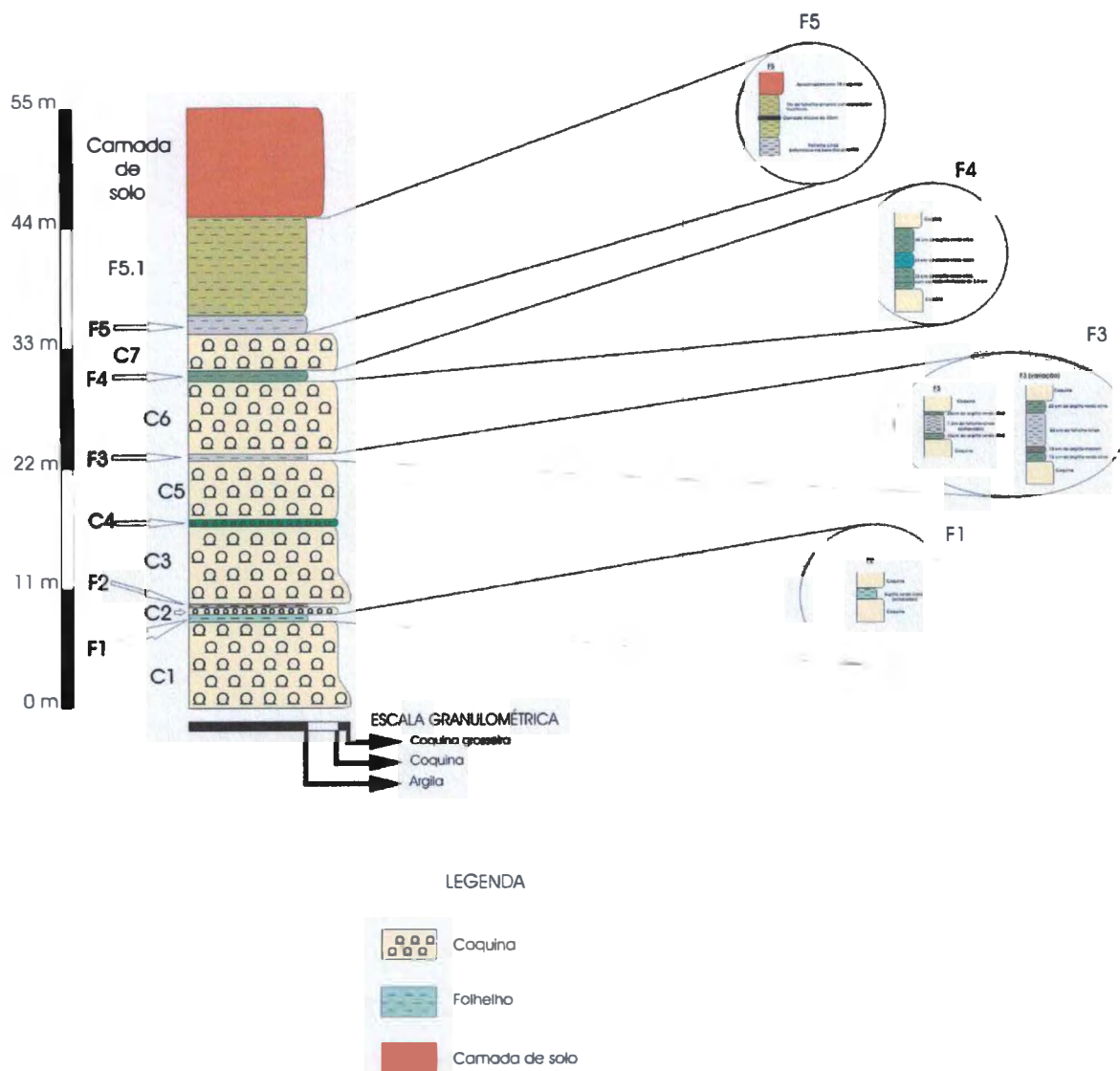


Figura 10: Coluna estratigráfica do afloramento da Formação Coqueiro Seco na Pedreira Atol, situada no Município de São Miguel dos Campos, estado de Alagoas.

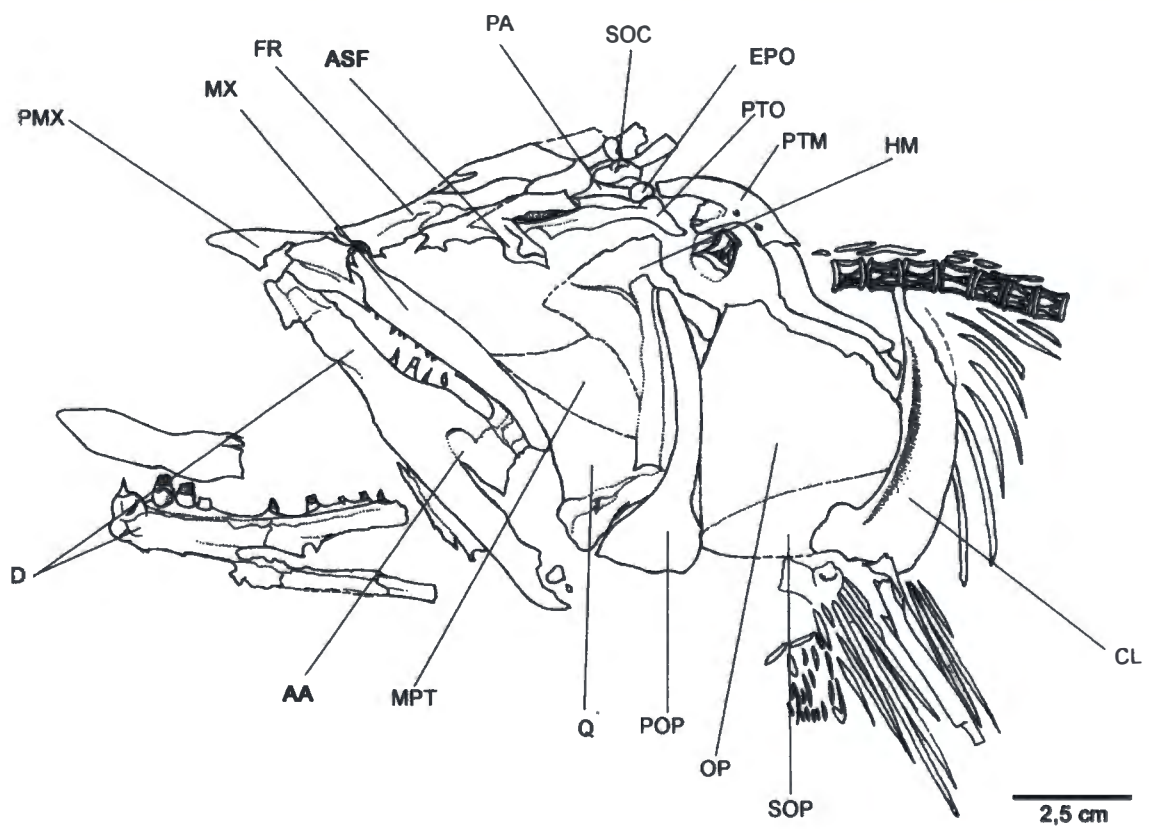


Figura 11: Crânio e cintura peitoral de *Enchodus* sp.1 (Pz.UERJ 486-p).

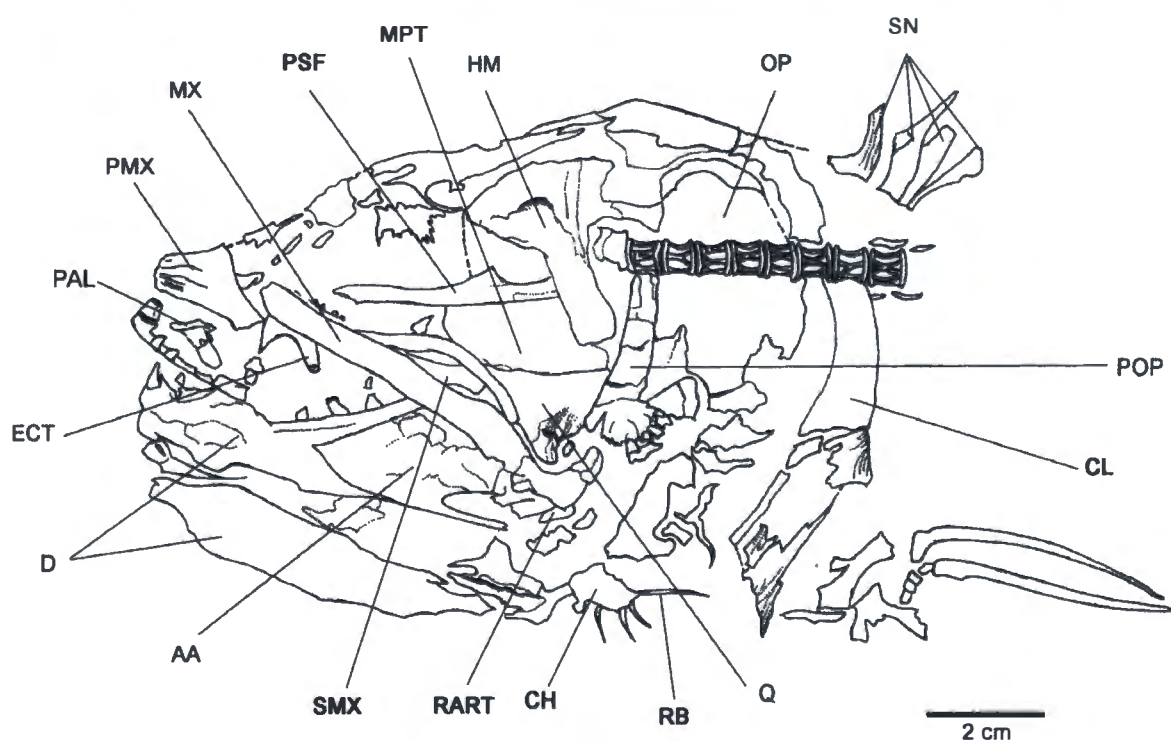
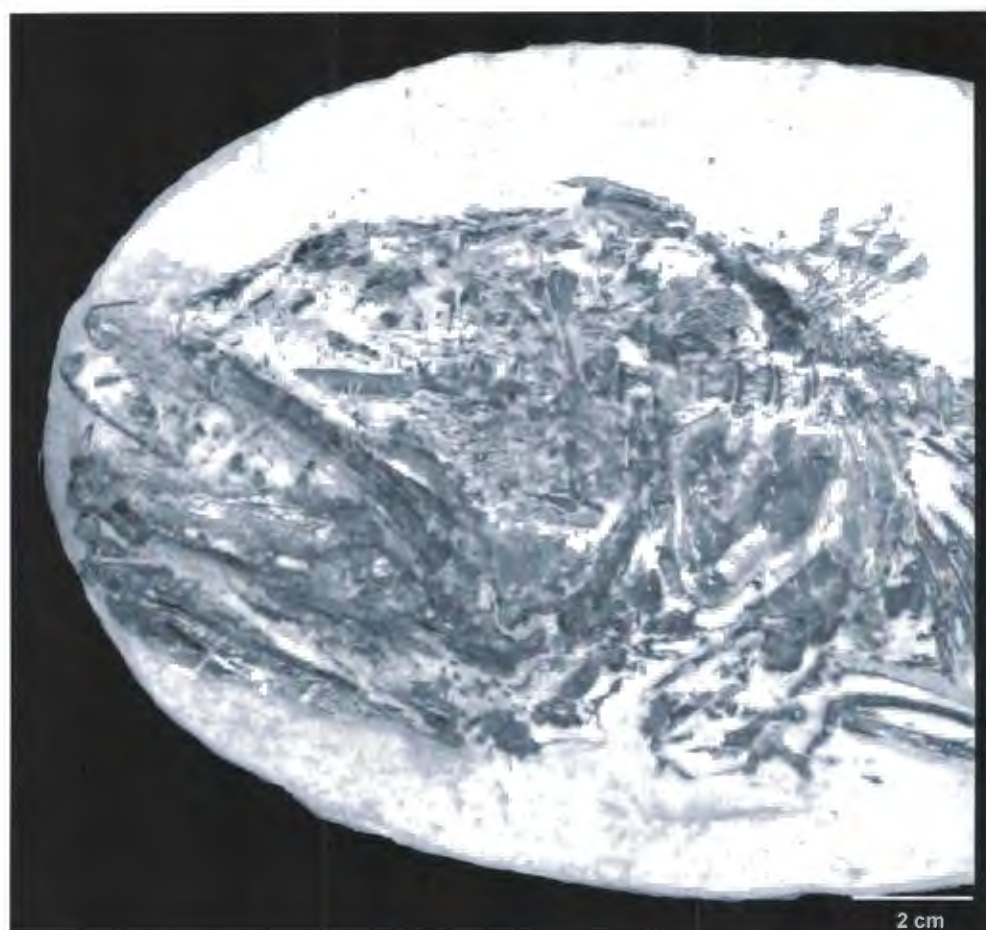


Figura 12: Crânio, cintura peitoral e parte da coluna vertebral de *Enchodus* sp.1 (Pz.UERJ 487).

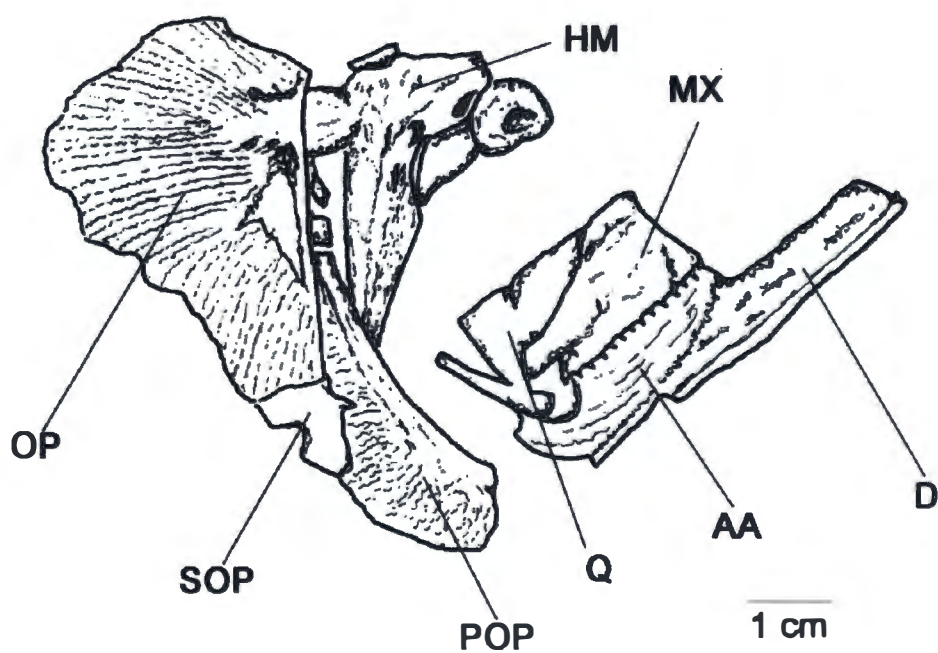
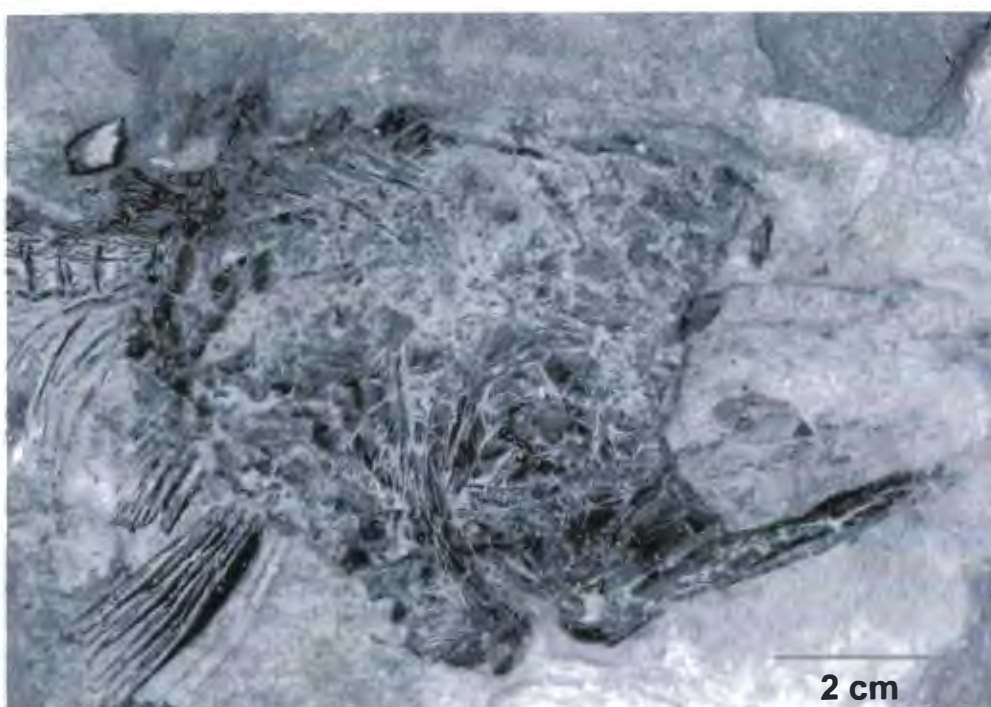


Figura 13: *Suspensorium*, mandíbula e série opercular parcialmente preservados em *Enchodus* sp.1 (Pz. UERJ 485-p).

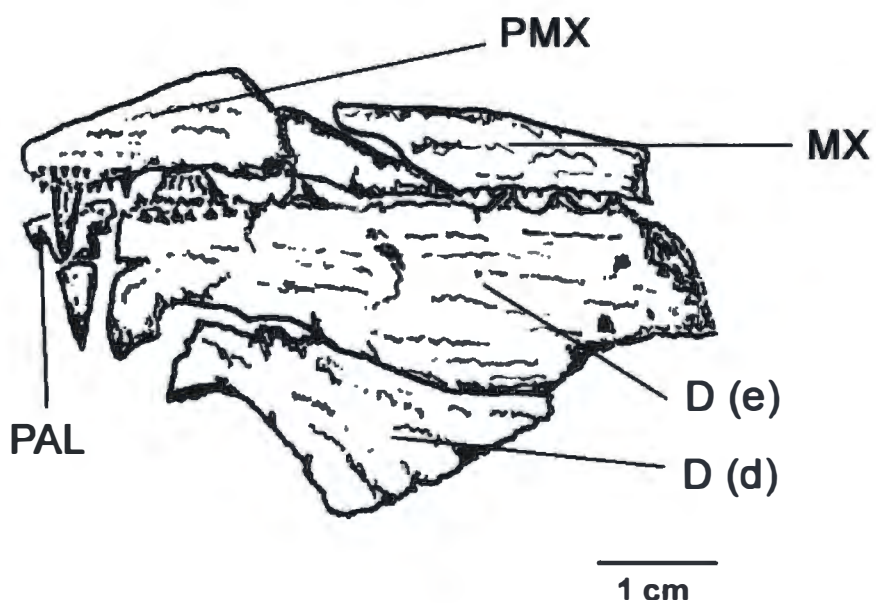


Figura 14: Maxilas e palatino de *Enchodus* sp.1 (Pz.UERJ 485-cp), com destaque para o característico dente do palatino.

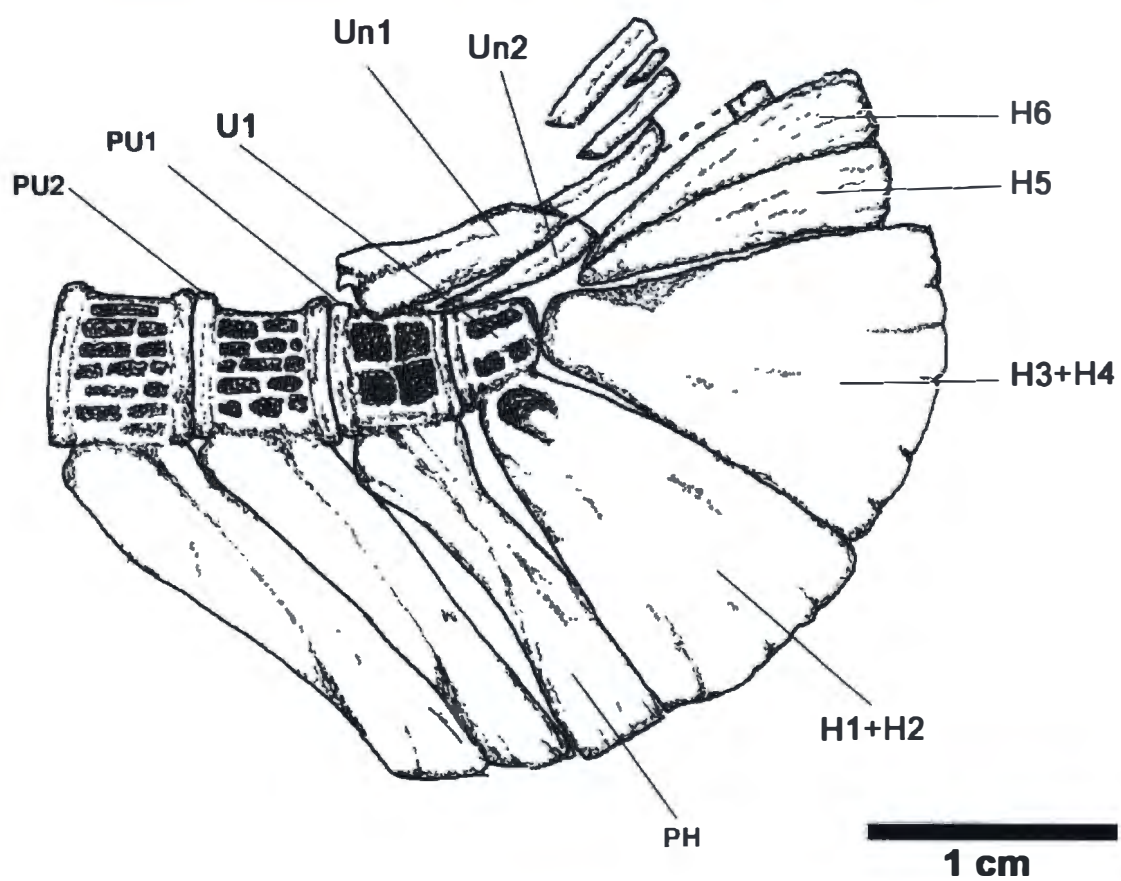
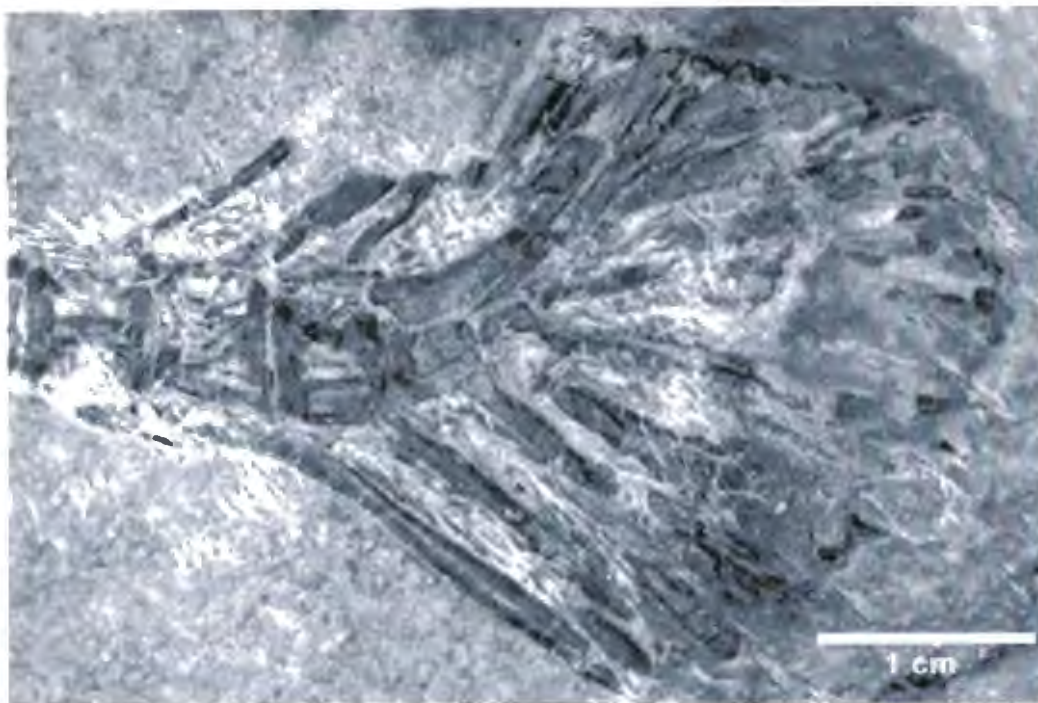


Figura 15: Esqueleto caudal de *Enchodus* sp.1 (Pz.UERJ 487), com destaque para a fusão dos hipurais 1 + 2 e 3 + 4.

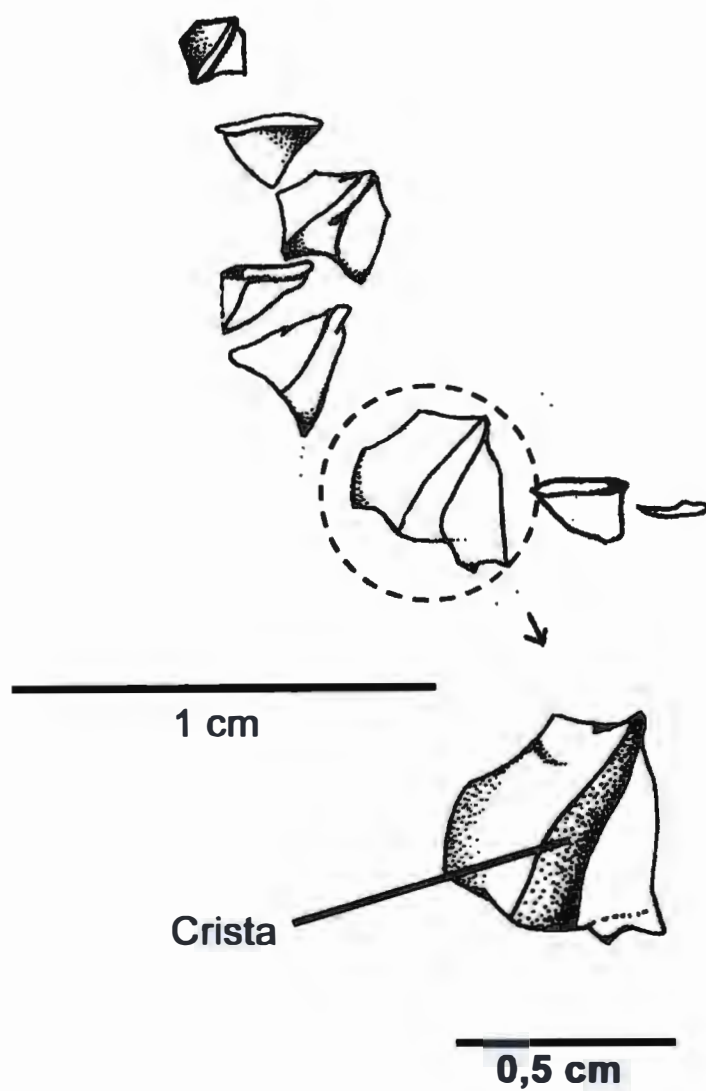


Figura 16: Escamas da linha lateral de *Enchodus* sp.1 (Pz.UERJ 485-p).

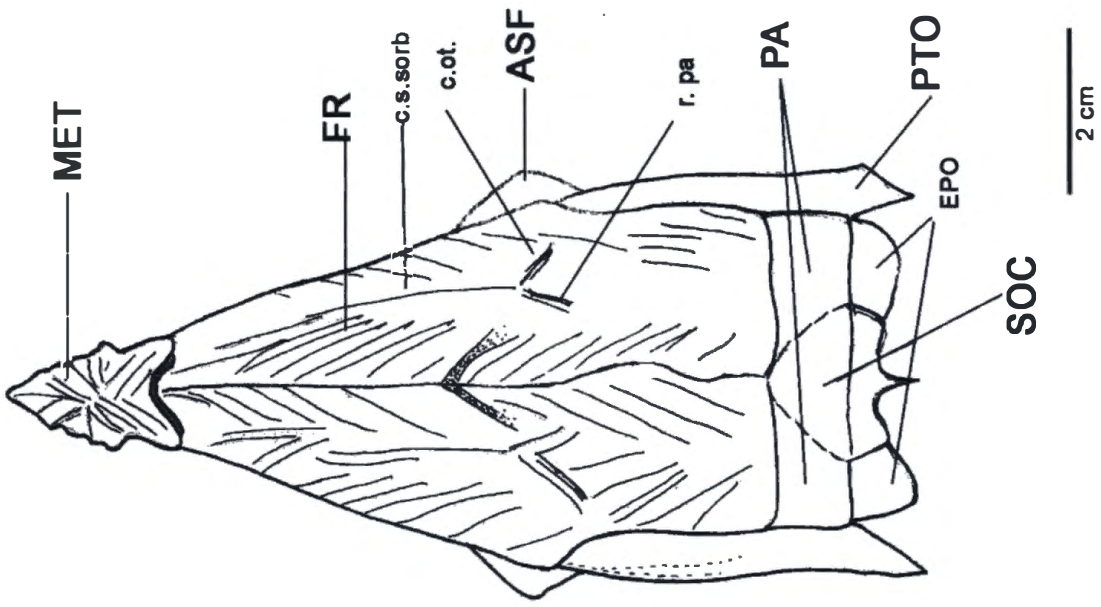


Figura 17: Teto craniano de *Enchodus* sp.2 (Pz.UERJ 492).